Zur pflanzlichen und tierischen Besiedlung der rezenten Laven und Aschen des Ätna, unter besonderer Berücksichtigung struktureller Aspekte

Von MARCUS WÜRMLI

Mit 27 Abbildungen und 6 Tafeln

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 5. März 1976 durch das w. M. W. KÜHNELT)

Abstract

The autor treats the colonization of the lava and ash of Mt Etna (Sicily) mainly under structural aspects. Several clearly defined types of zoocenoses are described and their correlations with vegetational types are studied. Typical for Mt Etna and volcanoes in general is the extremely patchy pattern in the distribution of plants and animals. The role of abiotic factors, esp. of the raw soil (granulometry, content of organic substances, age, morphometry, buffering) for the velocity of the succession is studied. Other phenomena, like the immigration of propagulae transported by wind, the neoendemism and zoogeography, the affinities between the types of ecosystems are discussed.

Inhaltsverzeichnis

1. Einführung 136
2. Problemstellung, Zielsetzung der Arbeit 137
3. Material, Methoden 138
4. Zur Physiographie des Ätna 139
   4.1. Topographie und Geologie . 139
   4.2. Klima und Hydrologie 141
   4.3. Die Oberflächenformen der vulkanischen Förderprodukte 145
   4.4. Vegetation 147
5. Der strukturelle Aufbau eines terrestrischen Ökosystems 148
   5.1. Allgemeine Betrachtungen. 148
   5.2. Die Mikrobiotope und Synusien des Untersuchungsgebietes 152
6. Die Gesellschaften der Pflanzen und Tiere . 159
   6.1. Die Stufe des Quercion pubescentis und des Quercion ilicis (Tiefere Lagen) 159

6.1.1. Die Lavablockhalden (Holocnemus pluchei — Luffia sp. — Biozönose) 159
6.1.2. Fladen-, Seil und Gekröselaven 162
6.1.3. Junge Lava im Pionierpflanzen- und Kräuter-Gräserstadium 163
6.1.3.1. Brocken- und Schollenlaven 163
6.1.3.2. Lavasandhangphysiotope 166
6.1.4. Das Ginsterökosystem (Genista aetnensis, Spartium junceum) 168
6.1.5. Ökosysteme auf alter Lava 173
6.2. Die Hochgebirgsstufe. Stufe des Rumici-Astragalion siculi 174
6.2.1. Lavablockhalden 174
6.2.2. Pionierbiotope. Das Rumici-Anthemidetum aetnensis . . 174
6.2.3. Die Kugelbuschheide, das Astragaletum siculi 176
6.2.4. Die Schneerandfauna . 178
Biozönologische Kartographie. Zur Äquivalenz landschaftsökologischer, pflanzensoziologischer und biozönologischer Begriffe 178
8. Die Gruppen der Pioniere 181
9. Synthetischer Teil . 193
9.1. Bemerkungen zur Biogeographie und Mikroevolution 193
9.2. Die Verteilung bedingende Faktoren . 197
9.3. Sukzessionen 198
9.4. Nahrungsbeziehungen . 201
9.5. Affinitätsverhältnisse 202
10. Zur Pedologie 205
10.1. Bodenpufferung und Bodensukzession . 205
10.2. Stickstoffhaushalt und Fertilität des Bodens 208
10.3. Zur Morphometrie 209
11. Diskussion 212
12. Zusammenfassung . 213
13. Riassunto 214
14. Zitierte Literatur 216

1. Einführung

Die vorliegende Arbeit ist ein Auszug aus meiner Dissertation (WÜRMLI, 1971 a) und stellt einen Versuch dar, die Besiedlung einer sehr großen, weitgehend aus Rohböden bestehenden Landschaft zu untersuchen. Eine sehr kurze Übersicht über das Thema mit einigen illustrierenden Photos ist kürzlich veröffentlicht worden (WÜRMLI, 1974 a). Wie im Titel bereits angedeutet, interessierten mich besonders die ersten Schritte der Sukzession. Die Klimaxgesellschaften der tieferen Stufen habe ich nicht in die Untersuchung miteinbezogen. Meines Wissens handelt es sich — sofern wir von der eher summarischen Arbeit von HOLDGATE

(1965, Tristan da Cunha) absehen — um die erste vorwiegend ökologisch ausgerichtete Studie, die die Fauna eines tätigen Vulkans behandelt und die die besonderen, den Vulkanen eigenen Faktoren und ihr Wirkungsgefüge in Betracht zieht. MEYL (1953 a, b, c) hat die Nematodenfauna vulkanisch erhitzter Biotope in Ischia untersucht, WÜRMLI (1972) kurz die Arthropodenfauna der Solfataren von Pozzuoli und die Lavafelder des Vesuvs. Von der Vulkaninsel Krakatau handeln die klassischen, aber wenig ökologisch ausgerichteten Arbeiten von DAMMERMAN (1923, 1948; cf. auch BACKER, 1929). Von hohem Wert hingegen sind die Untersuchungen über die kürzlich erst entstandene Insel Surtsey im Süden Islands (BEHRE & SCHWABE, 1970; HERMANSSON, 1970; JONSSON, 1970; KRISTINSSON, 1970; LINDROTH, 1970; SCHWABE, 1969, 1970 a, b, c). Einige Kenntnisse über Vulkanfaunen vermitteln uns die Arbeiten von FOSBERG (1966, Galapagos) und BRATTSTROM (1963, Isla San Benedicto). Wenig aufschlußreich ist die Studie von BAIRD (1965, Tristan da Cunha). In jüngster Zeit haben die Lavahöhlen das Interesse der Ökologen und Taxonomen gefunden (Höhlen Hawaiis: HOWARTH, 1972, 1973; Höhlen Japans: UENO, 1971; SHINOHARA, 1973). Über die Besiedlung submariner Laven unterrichten uns Beiträge von TOWNSLEY et al. (1962) und GRIGG & MARAGOS (1974). Über die höhere Vegetation tätiger Vulkane sind wir im allgemeinen besser informiert. Ich möchte hier bloß einige Arbeiten nennen: ASAI (1952 a, b), DICKSON (1965), EGGLER (1941, 1948, 1959, 1963, 1966), FABER (1927), FOSBERG (1967), KLAUSING (1958), LEBRUN, J. (1959), LEONARD (1959), POLI (1964, 1967, 1970), ROBYNS (1932), ROBYNS & LAMB (1939), SKOTTSBERG (1941), WACE & DICKSON (1965), YOSHII (1939, 1940).

Der Ätna selbst ist auch vom faunistischen Standpunkt aus fast völlig unerforscht. Auf botanischer und landschaftsökologischer Seite hingegen verfügen wir über die Monographien von POLI (1965) und WERNER (1968), an die ich mich natürlich anlehne.

An dieser Stelle darf ich danken, zunächst und ganz besonders meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. W. Kühnelt (Wien) für seinen Rat und Zuspruch und die kritische Durchsicht des Manuskripts. Mein Dank geht ferner an Frau Prof. Dr. E. Poli (Catania), Herrn Prof. Dr. M. La Greca (Catania) und Herrn und Frau A. und M. Ronsisvalle (Catania) für ihre Unterstützung im Felde.

2. Problemstellung, Zielsetzung der Arbeit

Meine Arbeit verfolgte Ziele auf zweierlei Gebieten. Von *allgemeinem* Interesse dürften die Bemerkungen zur Struktur des

Ökosystems sein. Ich habe mich bemüht, ein soweit wie möglich einheitliches System der Strukturteile zusammenzustellen (cf. 5.1.). Weiterhin beschäftigte mich die Frage nach der Äquivalenz der topographisch-strukturellen Begriffe der Landschaftsökologie, Pflanzensoziologie und Biozönologie (cf. 7.).

Auf *speziellem* Felde interessierte mich — stets unter ökologischen Gesichtspunkten — die bisher weitgehend unbekannte Fauna des Ätna. Ich widmete mich in besonderem Maße den primären Gesellschaften, da ich mir davon wiederum allgemeine Aufschlüsse über die Zusammensetzung von Rohbodenfaunen und über ihre Sukzessionen erhoffte. Mein Augenmerk galt auch speziellen Fragen wie der Beziehung zwischen Pflanzen und Tieren, der pedogenetischen Aktivität der Organismen, besonders der Arthropoden, und allen Faktoren, die die Art der Besiedlung, die Verteilung der Tiere und die Geschwindigkeit der Sukzession beeinflussen. Soweit es im Rahmen solch relativ kurzfristiger Untersuchungen möglich war, versuchte ich auch, Nahrungsketten oder Teile davon zu erforschen.

3. Material, Methoden

Ich habe mich am Ätna ungefähr 4 Monate lang aufgehalten (Frühling 1969, Frühling und Herbst 1970). Das gesammelte Tiermaterial umfaßt ungefähr 10.000 Individuen. Die Bestimmung habe ich nach der neuesten Literatur selbst vorgenommen. Dabei standen mir für den Vergleich die Sammlungen der Naturhistorischen Museen Wien und Basel zur Verfügung. Die Bestimmung einzelner Gruppen oder zweifelhafter Tiere haben übernommen: Prof. Dr. W. Kühnelt (Wien, Tenebrionidae), Prof. Dr. M. La Greca (Catania, Orthoptera), Prof. Dr. W. Sauter (Zürich, Lepidoptera larvae), Dr. C. Bader (Basel, Trombidiformes), Dr. C. Baroni Urbani (Basel, Formicidae), Dr. P. Geissler (Basel, Phanerogamen, Bryophyta), Dr. I. Marcellino (Catania, Opiliones), Dr. O. Paget (Wien, Mollusca), Dr. E. Piffl (Wien, Oribatoidea), O. Stemmler (Basel, Reptilia). Allen diesen Damen und Herren sei für ihre Bemühungen herzlich gedankt.

Im Felde gelangten folgende Sammelmethoden zur Anwendung: Einfacher Handfang, Aussieben, Auslese auf weißem Tuch, Auslese unter Wasser und mit Binokular (wegen der Porosität der Bodenteilchen wenig geeignet). Von den mechanischen Verfahren waren bloß der Fang mit dem Kescher und der Gelbschale erfolgreich. Der Berlesetrichter versagte hier fast ganz. Der Grund dafür wird wohl in der ungeeigneten Apparatur zu suchen sein.

Leider war es mir aus praktischen Gründen verwehrt, den Sauerstoffverbrauch ätnensischer Böden zu messen. DUNGER (1968 a, b) hat diese produktionsbiologische Methode an Bodensukzessionen geprüft und ihre Brauchbarkeit deutlich unter Beweis gestellt.

Ich habe folgende Eigenschaften des Bodens untersucht:

1. Korngrößenzusammensetzung: Trockenes Sieben.
2. pH: Potentiometrisch in 0,1—n KCl.
3. Pufferung: Je 10 g lufttrockener Boden werden mit 1, 2, 4, 8, 16, 32 ml 0,1—n NaOH, resp. HCl versetzt. Auffüllen mit Aq. dest. bis auf 100 ml, eine Probe wird nur mit Aq. dest. versetzt. Messen nach 24 h Schütteln.
4. Organische Substanz: Glühen im Muffelofen, 500—600°, 3 h. Naßoxidation kommt bei diesen jungen, chemisch kaum angegriffenen Böden nicht in Frage.
5. Feuchtigkeit: Trocknen in 105°, 10 h. Gravimetrie wie in 4.
6. Morphometrie: cf. 10.3.

4. Zur Physiographie des Ätna

4. 1. Topographie und Geologie

Der Ätna ist der größte, heute noch tätige Vulkan Europas. Er hat zur Zeit eine Höhe von ungefähr 3300 m und ist damit der bei weitem höchste Berg Siziliens. Genaugenommen handelt es sich nicht um einen einzigen Vulkan, sondern um einen Vulkankomplex (RITTMANN, 1963). Deswegen und in Zusammenhang mit vulkanotektonischen Zusammenhängen ist der Aufbau des ganzen Gebietes sehr komplex.

Der Ätna, wie er sich heute zeigt, ist rezenten Ursprungs; die meisten Oberflächenlaven dürften nicht älter als 2000 Jahre sein. Die Anfänge der vulkanischen Tätigkeit werden von CUCUZZA—SILVESTRI (1949) ins Pleistozän zurückverlegt.

Petrochemisch gesehen sind die Förderprodukte des Ätna einander ziemlich ähnlich. Es handelt sich vorwiegend um basische, atlantische, basaltische bis andesitische Laven (= Ätnaite RITTMANN) (LENGYEL, 1928; MEDWENITSCH, 1966).

Die Abb. 1 gibt eine Übersicht über das Gebiet und zeigt meine hauptsächlichen Arbeitsgebiete. Als zoologisch gut erforscht kann die Lavastromlandschaft des Südhanges gelten. Der Ausgangspunkt für die Exkursionen war meist Nicolosi (698 m). Oberhalb von Nicolosi liegen die Monti Rossi, die größten Adventivkegel des Ätna. Ihnen entfloß 1669 die Lava, die Teile von Catania



Abb. 1. Vulkanologische Karte des Ätna (vereinfacht nach WERNER 1968, Karte 1, Stand 1965). Punktierte Flächen: Lavagebiet mit noch erkennbaren Stromgrenzen, meist datierbar; weiß: Lavaterrain mit verwischten Stromgrenzen; schraffiert: nichtvulkanische Sedimente; Kreis mit Radien: Vulkankegel.

unter sich begrub. Meine hauptsächliche Aufmerksamkeit richtete ich auf die Lavaströme von 1886, 1892 und 1910, die oberhalb von Nicolosi liegen. Wenn wir von Nicolosi aus den Straßen „Via Etnea" und „Mareneve" folgen, gelangen wir zur Casa Cantoniera (1882 m) und zum Rifugio Sapienza (1904 m). Hier beginnt die

Hochgebirgsstufe. Sie besteht weitgehend aus Hängen pyroklastischen Materials, das über den abgrenzbaren, datierbaren Lavaströmen liegt. Die Pyroklastikahänge selbst sind zumeist nicht exakt datierbar, da die Erosion sehr stark sein kann und somit verschieden altes Terrain freilegt. Auch können die Hänge von verschiedenen Ausbrüchen Asche erhalten. Die Hochgebirgsstufe bis zum Piccolo Rifugio (2504 m) habe ich wiederum besonders durchforscht. Wenige Besuche galten den höheren Regionen bis zum Osservatorio etneo (2942 m) und dem Zentralkrater. Erwähnen möchte ich noch die eindrucksvollen Krater der Monti Silvestri, die nahe (östlich) am Rifugio Sapienza liegen. Diesen Physiotop habe ich ebenfalls besonders studiert.

In gleichem Maße wurde der Osthang, eine Bruchstufenlandschaft, untersucht, besonders der Lavastrom von 1792 bei Zafferana Etnea (590 m). Daneben habe ich, wie überall, diejenigen Laven, die nicht näher datierbar, aber älter als 700 Jahre sind, in die Untersuchung einbezogen. Einige Tage widmete ich der Umgebung des Rifugio Citelli (1792 m) oberhalb Fornazzo und im speziellen dem Lavastrom, der 1928 in der Nähe zu Tale floß. Die untersuchten Biotope des Osthanges wurden durch die vulkanische Aktivität des Frühlings 1971 zerstört.

Um die Besiedlung älterer, nicht datierbarer Laven eingehend studieren zu können, habe ich mich in das Gebiet von Randazzo (750 m) begeben. Sehr schön sind dort die Lava della Nave (nicht datierbar) und die Lava del Monte Pomiciaro (1537?) ausgebildet.

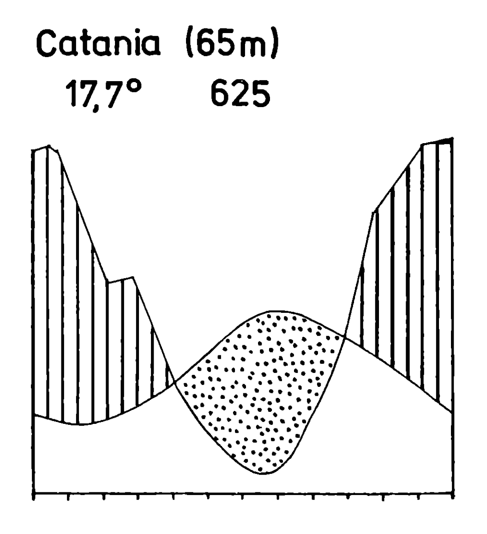
Nördlich des Ätna liegt das kristalline Gebirge der Monti Peloritani, im Nordwesten die Sandsteinerhebung der Nebrodi. Diese Gebirgszüge sind pflanzengeographisch (und allgemein biogeographisch) gesehen von großer Bedeutung, weil viele ätnensische Populationen und Neoendemismen wahrscheinlich von Populationen dieser Gebirgszüge abstammen. Westlich liegt das tertiäre Hügelgebiet Innersiziliens, und südlich grenzt die Schwemmebene des Simeto (Piano di Catania) an das Vulkangebiet.

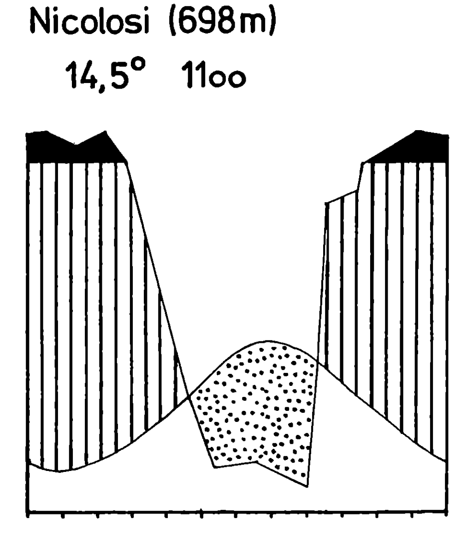
Für topographische Einzelheiten, Alter, Ursprung und Verlauf der Lavaströme möchte ich auf die offiziellen italienischen Kartenwerke (Carta d'Italia 1:25.000, 1:50.000, 1:100.000), die Karten von Sartorius v. Waltershausen (1848—1859) und Chaix (1892) sowie den Führer von Medwenitsch (1966) verweisen.

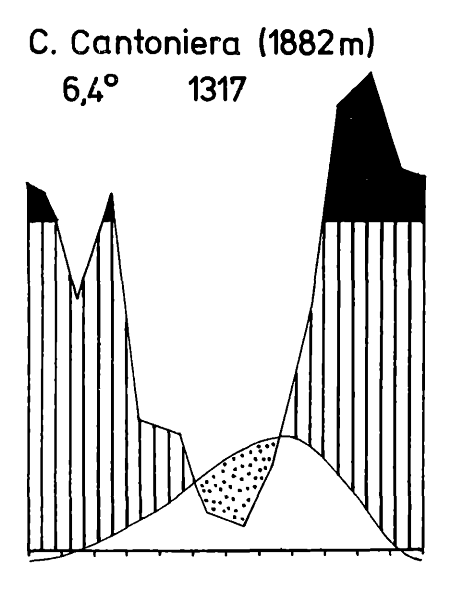
4. 2. Klima und Hydrologie

Für eine schnelle Beurteilung des Klimas eignen sich die Klimadiagramme nach Walter besonders gut (Abb. 2—5, gezeichnet nach Walter & Lieth, 1967; Werner, 1968 und Poli,

1965; die Diagramme von Walter & Lieth sind meist etwas trockener als die hier angeführten von Werner). Entsprechend seiner Lage zeigt Catania (Abb. 2) ein eumediterranes Klima. Mit







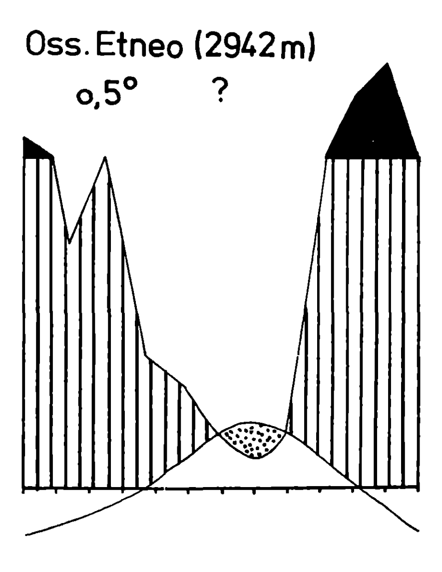


Abb. 2—5. Klimadiagramme (Abb. 2 und 3 nach WALTER & LIETH, 1967, 4 nach WERNER 1968, 5 nach POLI 1965, Niederschlagskurve hypothetisch).

zunehmender Meereshöhe (Catania — Nicolosi [Abb. 3] — Casa Cantoniera [Abb. 4] — Osservatorio Etneo [Abb. 5, Niederschlagskurve hypothetisch]) steigt die Niederschlagsmenge besonders bis 1000 m stark an. Die Dürreperiode nimmt sowohl an Intensität als auch an Länge ab. Gemäß den Angaben von POLI (1965) über das Verhalten der Niederschläge bei zunehmender Seehöhe darf man annehmen, daß sogar in der Höhe des Osservatorio Etneo eine kleine Dürrezeit, zumindest aber eine Trockenzeit herrscht. Die jährlichen Niederschläge scheinen hier geringer als bei der Casa Cantoniera zu sein. Da die höheren Lagen ein stark kontinentales Klima mit einer deutlichen Dürrezeit im Sommer aufweisen, ist es völlig verfehlt, von einem alpinen Klima zu sprechen. Die Bezeichnung „alpin" ist auch für die Charakterisierung von Fauna und Flora unangebracht, da alpine Formen ganz fehlen. Die Tierwelt zeigt wegen der Dürrezeit eine mehr oder minder deutliche Zäsur in ihrer Kontinuität und ist in zwei Aspekte gegliedert. Die höheren Lagen besitzen ein Makroklima, das für die Gebirge der ganzen Mediterranregion typisch ist (= mediterranes Gebirgsklima) (cf. ARRIGONI, 1968).

Trotz der Dürrezeit sind die meteorologisch gemessenen Niederschläge recht hoch und durchaus mit denen feuchterer alpiner Stationen zu vergleichen. Der Ätna ist aber ein gutes Beispiel für die begrenzte Verwendbarkeit der Klimadiagramme. Der *Lava*untergrund ist derart porös (besonders Pahoehoe), daß er jeden Tropfen Wasser sofort aufsaugt und den Pflanzen und Tieren entzieht. Außerdem können die Oberflächentemperaturen der nackten Lava wegen der niederen Albedo bis über 60° steigen. Es kommt folglich — dies gilt besonders für Lagen bis 1000 m — auch in feuchteren Monaten zu einer extremen Trockenheit, die durch edaphische Faktoren bedingt wird. In den Lagen oberhalb 1500 m treffen wir mehrheitlich Hänge aus Pyroklastika an, die natürlich das Wasser viel besser festhalten. Es herrscht hier aber oft ein sehr kräftiger, trockener Wind, der die oberflächliche Evaporation stark erhöht, so daß nach einem Regenguß die oberen Zentimeter schnell wieder austrocknen. Hier werden die Vorzüge einer strukturellen Arbeitsweise evident. Sie zieht die Verhältnisse des Mikroklimas und nicht bloß das Makro- oder Topoklima in Erwägung.

Der Ostabhang des Ätna ist (cf. WERNER, 1968) deutlich feuchter als der Südabhang, was sich geomorphologisch in den vielen Schmelzwasserrinnen äußert.

Die Porosität des Untergrundes bringt es mit sich, daß der Ätna für den Hydrologen ein langweiliges Gebiet darstellt. Wasser-

rinnen sind am Südabhang sehr selten. Zu Beginn des Sommers (Juni) ist im ganzen Gebiet überhaupt kein fließendes Wasser vorhanden, abgesehen von wenigen verborgenen Schmelzwässern im Hochgebirge. Aber auch diese versickern nach wenigen Metern in der Asche. An jenen Stellen (besonders am Ostabhang), die unter der Lavaschicht einen Staukörper aus Ton oder Tuff aufweisen, kann es zeitweise zur Bildung von Gewässern kommen. Eine ähnliche Stauwirkung im kleinen, die jedoch nur den Botaniker interessiert, mögen die massig-kristallin erstarrten Laven (Photo 1) in 2—4 m Tiefe zeigen. Die meisten Pionierpflanzen senken nämlich ihre Wurzeln in diesen Staukörper hinab, um das wenige an Feuchtigkeit, das dort vorhanden ist, für sich zu gewinnen.

Über die biologisch wichtigen Temperaturschwankungen und Temperaturextreme sind wir schlecht unterrichtet. Nach eigenen Beobachtungen kann selbst im Juni auf 1900 m eine Temperatur um den Gefrierpunkt herrschen. Andererseits kann die Temperatur der Bodenoberfläche um 20° (Hochgebirge) oder 30° (tiefere Lagen) höher als die Lufttemperatur liegen. Allgemein gesagt, sind die Temperaturverhältnisse außerordentlich schroff und kommen den Verhältnissen recht nahe, wie sie etwa in der Sahara herrschen.

Von größter ökologischer Bedeutung ist der Wind, dessen Intensität natürlich mit steigender Meereshöhe schnell zunimmt. Er transportiert feinen Staub, Humus und Propagulae. In Lagen über 1500 m führt er im Herbst oft Nebelfetzen mit sich, die die Luftfeuchtigkeit heraufsetzen. Nach Poli (1965) kommen die dominierenden (und oft äußerst heftigen) Winde in der Hochgebirgsstufe aus dem Sektor Nord-West.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß wir beim Aufstieg vom Fuß bis zum Gipfel einen Wechsel des Klimas von arid — heiß (mediterran) bis feucht — kalt — heiß (kontinental) erleben.

4.3. Die Oberflächenformen der vulkanischen Förderprodukte

Die Ausbildung der Oberflächenformen des vulkanischen Terrains, das durch effusive Tätigkeit entstanden ist, ist für die Pflanzen- und Tierwelt und damit auch für die Bodenbildung von größter Bedeutung. Am Ätna finden sich zwei Gruppen von Lavaformen, die Pahoehoe- (Fladen-, Schollen- und Gekröselaven) und die Aalava (Brockenlava). In welcher Form die Lava erstarrt, hängt von ihrer Viskosität und Abkühlungsgeschwindigkeit, ihrem Gasgehalt und dem Hangwinkel ab. Die Aa ist im Vergleich zur Pahoehoe ein Produkt höherer Viskosität (größere Abkühlung und geringerer Gasgehalt); ihr Kristallisationsgrad ist höher (Mac

Donald, 1953). Die Oberfläche der Aa-Laven (Photos 2, 3) ist gekennzeichnet durch einen wirren Haufen unregelmäßig geformter Bruchstücke. Die Oberfläche dieser Schlacken ist sehr rauh; ihre Größe ist entscheidend für die Besiedlung. Die Bruchstücke können einen Durchmesser von 1 m erreichen. Entsprechend der rauhen Oberfläche ist der Abrieb sehr groß. Der dabei entstehende Sand wird entweder vom Wind verfrachtet oder fällt in die Lückensysteme.

Die Pahoehoe entsteht aus wesentlich dünnflüssiger, wenig entgaster Lava. Ihre Gesamtoberfläche ist weniger rauh, zeigt aber größere Bläschen. Die Pahoehoe kann in zwei Formen erstarren, deren Besiedlung völlig verschieden ist. Die erste Form ist die der Fladen-, Seil- und Gekröselava. Ihr ist eine einheitliche, kontinuierliche Oberfläche eigen. Sie ist am Ätna selten (z. B. Lava von 1928 oberhalb Zafferana), am Vesuv jedoch sehr häufig und prächtig ausgebildet. Die zweite Form nennen wir Schollenlava, da die oberste, schon erstarrte Kruste während des Fließens in viele tafelartige Schollen zertrümmert wird. Die Schollen werden wie Treibeis zusammengeschoben und können vertikal wie horizontal liegen. Die schönsten Beispiele dafür finden sich ebenfalls am Vesuv.

Vertikale Aufschlüsse von Laven, beispielsweise in Steinbrüchen (Photo 1), zeigen, daß unter der amorphen Schlackenschicht eine auskristallisierte Basaltdecke liegt. Auf ihre mögliche Stauwirkung habe ich schon in 4.2. hingewiesen.

Die explosive Tätigkeit des Ätna fördert pyroklastisches Material. Die Hochgebirgsstufe besteht zum Hauptteil aus Pyroklastika, besonders aus Aschen und Sanden (Photo 7, 9). Zur granulometrischen Beschreibung der Laven und Pyroklastika verwende ich folgende Termini (Atterberg, 1905) (Masse in mm):

>200	Blöcke
200—20	Steine
20—6,0	Grobkies
6,0—2,0	Feinkies
2,0—0,6	Grobsand
0,6—0,2	Mittelsand
0,2—0,06	Feinsand
<0,06	Schluff, Ton

Andere Pyroklastika sind die größeren Schweißschlacken, Lapilli und Bomben. Diese können dann von erheblicher ökologischer Bedeutung sein, wenn sie eine Aschenschicht völlig bedecken und so Anlaß zur Bildung von Hypolithia und Polyböden (Werner, 1968) geben. Zugleich wissen wir, daß in einem von

größeren Bomben übersäten Boden die Akkumulation äolischen Materials sehr hoch, die Deflation aber sehr gering ist (PANTASTICO & ASHAYE, 1964). Diese pedologische Stabilität wirkt sich wiederum günstig auf Pflanzen und Tiere aus.

In ein und demselben Lavastrom können Aa- und Pahoehoe-laven nebeneinander vorkommen und zueinander Übergänge bilden. Darauf können sekundär noch Lavasand und Pyroklastika liegen. In Zusammenhang mit Erosion, Akkumulation und Verwitterung kann es zu klein- und kleinsträumigen mosaikartigen Gesellschafts-komplexen und Inselstandorten kommen. Wenn dazu — wie besonders in tieferen Lagen — noch die Hand des Menschen tritt, wird das Bild besonders heterogen und unübersichtlich.

4.4. Vegetation

Am Ätna lassen sich die folgenden Höhenstufen der Vegetation unterscheiden:

1. Die *Stufe* des *Oleo-Ceratonions* gehört zu den stark sommer-dürren Gebieten am Fuße des Ätna. Die ursprüngliche Klimax-vegetation ist nur noch in geringen Resten anzutreffen, da der Mensch dieses Areal, wie auch das der folgenden Stufe, ganz unter Kultur genommen hat.

2. Das *Quercion ilicis* ist oberhalb von Zafferana noch in einem Reliktwald (Bosco Nicolosi) erhalten, der auch faunistisch (ich erinnere etwa an die großen Mengen von *Glomeris distichella* BERL.) sehr reich ist. Mein Arbeitsgebiet oberhalb Nicolosi liegt an der Grenze zwischen dieser und der folgenden Stufe.

3. *Stufe* des *Quercion pubescentis*. Die namengebende Art, *Quercus pubescens* WILLD., deutet schon deutlich auf die erhöhte Feuchtigkeit hin. In dieser Stufe liegt die obere Grenze des Wein-baus (max. 1300 m oberhalb Zafferana). Die 2. und die 3. Stufe habe ich jeweilen unter dem Begriff „Tiefere Lagen" zusammen-gefaßt.

4. Die *Stufe* der *Pinus nigra laricio* (POIR.) MAIRE — Wälder hat WERNER (1968) zu Recht als eigene Stufe gewertet. Das Musterbeispiel stellt die „Pineta di Linguaglossa" dar.

5. *Stufe* des *Fagion silvaticae*. Sie reicht von etwa 1650 bis 2200 m, ist aber weitgehend degradiert, was eine Einwanderung von *Astragalus siculus* BIV. zur Folge hat. Zu dieser Stufe zählen auch die Birkenwälder (*Betula aetnensis* RAF.), die wir etwa um das Rifugio Citelli antreffen. Der Ätna ist der südlichste Punkt der Verbreitung der Buche; die ätnensischen Buchenwälder gehören zum Anthrisco-Fagetum (HOFMANN, 1960).

6. Die *Stufe* des *Rumici-Astragalion siculi* ist durch die umfassende Arbeit von POLI (1965) bekanntgeworden. Charakterarten dieses Verbandes sind: *Rumex scutatus aetnensis* (J. et C. PRESL) CIF. et GIAC. (Photo 8), *Senecio squalidus aetnensis* (JAN.) FIORI, *Viola calcarata aetnensis* (RAF.) FIORI, *Saponaria sicula* RAF., *Hypochaeris robertia* FIORI.

Innerhalb dieser Stufe lassen sich 3 Unterstufen unterscheiden:

a) Die *Unterstufe* des *Astragaletum siculi* reicht von etwa 1800 bis 2300 m. Die beherrschende Art ist *Astragalus siculus* BIV., der in charakteristischer Halbkugelform auftritt (Photo 11).

b) *Unterstufe* des *Rumici-Anthemidetum aetnensis*. Als Klimax („forma stabile" sec. POLI) reicht sie von 2300 bis 3000 m. Die instabile Form im Gürtel des Astragaletum siculi stellt einen Primärschritt der Sukzession dar.

c) Oberhalb von 3000 m gelangen wir in die *vegetationsfreie Stufe* (wenigstens was höhere Pflanzen anbelangt).

Es versteht sich von selbst, daß diese Höhenstufen durch orographische Faktoren und besonders durch die Unstetigkeitsstellen der Lavaströme stark in der Höhe über Meer variieren können.

Die tieferen Lagen, deren Klimax der Wald ist, sind in verschiedener Hinsicht von der Hochgebirgsstufe scharf unterschieden: Unten dominieren die kompakten Lavaströme, während oben Pyroklastika überwiegen. Zusammen mit den klimatischen Unterschieden haben sich auch unterschiedliche Pflanzen- und Tiergesellschaften ausgebildet. Dies rechtfertigt eine Zweiteilung des Stoffes. In den tieferen Lagen haben auch die Gebiete mit feinerem Untergrund (wie die Lavasandhangphysiotope, cf. 6. 1. 3. 2.) biosoziologisch nichts mit den Aschengebieten der Hochgebirgsstufe gemeinsam.

5. Der strukturelle Aufbau eines terrestrischen Ökosystems

5.1. Allgemeine Betrachtungen

Der ökologischen Strukturforschung sollte eine große Bedeutung für das Verständnis der heute bevorzugten produktionsbiologischen Untersuchungen zukommen, da jedes Individuum, jede Population in einem Raum-Zeit-Gefüge lebt. Dennoch verfügen wir über nur sehr wenige Arbeiten, die sich mit den strukturellen Einheiten realer Biozönosen auseinandersetzen. Ich nenne hier DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (1950), ELTON (1966), KÜHNELT (1967), LEBRUN, Ph. (1969), SCHAEFER (1970), WÜRMLI (1972).

Um das Chaos der Namen und Begriffe etwas zu entwirren, versuche ich, in Abb. 6 eine hierarchisch angeordnete Liste der

Organismen + Lebensraum	Organismenwelt	Raum
Ökosystem TANSLEY 1935 KÜHNELT 1970	Biozönose MÖBIUS *1877* (Zoo-, Phytozönose)	Biotop DAHL *1908*
	Stratozönose TISCHLER 1949, 1955	Stratum
	Choriozönose TISCHLER 1949, 1955 (= Kleinbiozönose BALOGH 1958) (= Aktionszentrum ELTON 1949)	Biochorion TISCHLER 1949, 1955
	Merozönose TISCHLER 1949, 1955	Merotop TISCHLER 1955
	Merochoriozönose SCHÖNBORN 1961a*)	Merochorion SCHÖNBORN 1961a*)
	Merostratozönose	Merostratum

Allgemein: Synusie GAMS 1918 SUKACHEV & DYLIS 1964 — Mikrobiotop KÜHNELT 1970 (= Zönotop SCHWENKE 1953) (= Tessera JENNY, 1958)

*) etwas verändert

——————————→
abnehmende Komplexität des Strukturteils

Abb. 6. Hierarchische Liste der Strukturteile eines terrestrischen Ökosystems.

Strukturteile zu geben. Unter einem „Strukturteil“ (= Mikrobiotop) verstehe ich jeden topographisch-physiognomisch und nach abiotischen Faktoren eindeutig abgrenzbaren Teil eines Biotops (oder Ökosystems), der einen bestimmten Organismenbestand (= Synusie) aufweist; dieser Organismenbestand soll innerhalb vergleichbarer Gebiete gleich oder ähnlich sein. (Man vergleiche damit die Definition, die der Botaniker LEBRUN, J. [1961, p. 175] gegeben hat: „La synusie est la communauté biotique élémentaire habitant une niche écologique.“) Damit deckt sich meine Auffassung von der Synusie nicht mit der von STRENZKE (1952) und STEINER (1955). Zwischen dem Mikrobiotop sensu meo und den jeweiligen bewohnenden Tieren besteht ein Größen-(Längen-)Verhältnis in der Ordnung von 1:10 bis höchstens 1:1000. Daraus folgt, daß ein Mikrobiotop kaum je größer als 2 m (Lesesteinhaufen, Strauch), oft aber nur wenige cm (Blüte, Frucht) groß ist.

Die Definition, Abgrenzung und Kategorisierung von Ökosystemen und ihren Strukturteilen ist aber nicht eine unabdingbare Arbeitsgrundlage, sondern ein Endziel der Biozönologie. Diesen Umstand haben manche Theoretiker (etwa Schwenke, 1953; Schönborn, 1961 a, b) außer acht gelassen. Dementsprechend sind auch die in der Abb. 6 aufgeführten Begriffe und ihre Definitionen nur vorläufig (der beigefügte Autor mit Jahreszahl gibt als Kurzzitat an, in welchem Sinn ich den betreffenden Strukturteil auffasse).

Da eine Trennung der Begriffe Biozönose — Biotop nicht der Realität entsprechen kann, ist es sinnvoll, wenn man die jeweilige Bezeichnung für den Organismenbestand eines Strukturteils auch dann anwenden darf, wenn man die synthetische Einheit zwischen Organismenbestand *und* Lebensraum (analog Ökosystem) bezeichnen will. Dies scheint mir besonders dort berechtigt zu sein, wo der Raum selbst ein Teil der Biozönose und nicht des Biotops ist, wie etwa bei der Kraut-, Strauch- und Baumschicht und bei vielen Choriozönosen (Schwerdtfeger, 1963; Dahl, 1921).

Statt einfach Taxozönosen als Arbeitsgrundlage zu wählen, wie Gisin (1943) es vorgeschlagen hat, ist es für einen Biozönologen und Synökologen viel sinnvoller, ökologische Einheiten als Basis zu nehmen (cf. auch Kühnelt, 1943 b, 1951). Die Vorteile einer Methode, die die Biozönose auf Grund ihrer Synusien zu erfassen trachtet (Würmli, 1971), sind folgende:

1. Bei der notwendigen Auswahl von repräsentativen (cf. 5.2.) Synusien, die man treffen muß, kann das Spektrum der Tiergruppen viel größer gefaßt werden. Im übrigen ist eine solche strukturelle Arbeitsweise vorwiegend für Arthropoden und Mollusken geeignet (Verhältnis von Größe und Vagilität des Tieres zu Raum des Mikrobiotops, cf. Heydemann, 1956).

2. Die Grundlage ist die Art, kein undefiniertes Artengemisch: eine Leitformenanalyse (cf. Kühnelt, 1943 a; Karg, 1968) ist möglich (cf. 6.2.3.) und besonders sinnvoll.

3. Die Tierwelt ist, abgesehen von den Stratozönosen, quantitativ erfaßbar, was einen Vergleich der Synusien einer Biozönose oder bestimmter ausgewählter Synusien verschiedener Biozönosen sehr erleichtert.

4. Eine mikroklimatische Analyse des Mikrobiotops führt zu einem besseren Verständnis der Sinnesphysiologie und der ökologischen Valenzen. Ihre Beurteilung muß nämlich auf Grund des bewohnten Strukturteils, nicht an Hand der Physiognomie des Biotops erfolgen.

5. Die Vagilität, der Synusienwechsel zu verschiedener Zeit, die Futtersuche und Nahrungsketten sind von diesem anderen Standpunkt zu erfassen.

6. Synusien lassen sich isoliert halten, besonders die Biochorien des ersten Typs (cf. 5.2.) (siehe etwa STRENZKE, 1962, 1963). Man kann an ihnen Untersuchungen über Sukzessionen und Produktionsbiologie durchführen.

7. Die Analyse von Lebensformen (cf. TISCHLER, 1951 a), Agglomerationen und Aggregationen (cf. JENSEN, 1959, 1968; COLE, 1946) bildet ein weiteres Feld der Betätigung.

Die biozönotischen Konnexe, die wir in den Synusien antreffen, spiegeln die Ordnung der Biozönose wider. Dies zeigt sich besonders in der folgenden Regel: Je näher eine Biozönose ihrer Klimax (—Komplex) steht, je reifer und — beim vom Menschen beeinflußten Ökosystemen — je naturnäher sie ist, desto mehr topographisch gut abgegrenzte und in ihrem Organismenbestand scharf voneinander unterscheidbare Synusien sind vorhanden. Die Umkehrung dieser Regel leistet gute Dienste bei der Beurteilung des Degradationsgrades mediterraner Wälder und des Zustandes mittelitalienischer Agrarbiozönosen (WÜRMLI, 1972).

Die Methodik im Feld war folgende: Zuerst habe ich die landschaftsökologischen Einheiten (Biozönosen), die Physiotope und Ökotope, unterschieden. Dabei habe ich die Definition von KLINK (1964, p. 10) angewendet: „Der Ökotop ist die kleinste naturräumliche Einheit, die sich aus der Wechselwirkung der abiotischen und biotischen Geofaktoren ergibt. Er kennzeichnet einen ökologisch weitgehend homogen beschaffenen Ausschnitt der Globalsphäre und ist als Standort mit zugehörigem Vegetationsinhalt einer räumlich geordneten Pflanzengruppierung zu kartieren." Eine begrenzte Anzahl von Ökotopen ordnet sich in regelhafter Weise in einer charakteristischen Landschaftseinheit niederer Größenordnung, dem Physiotop.

Inwieweit sich der Begriff „Ökotop" mit der „Assoziation" der Pflanzensoziologen (Assoziation = „un groupement végétal de composition floristique déterminée présentant une physionomie uniforme et croissant dans des conditions stationnelles également uniformes", FLAHAULT & SCHRÖTER, 1910, p. 25) und der „Biozönose" in der Theorie und Praxis decken, wird in 7. untersucht.

Innerhalb der Ökotope werden dann größere Teile des Ökotops abgegrenzt, deren physiographische Verhältnisse Besonderheiten aufweisen, ohne sich wesentlich vom Allgemeincharakter des Ökotops zu entfernen (= p. p. Synusien STRENZKE, 1952 und STEINER, 1955). Als Beispiel ist hier etwa die Fazies der Pflanzen-

soziologen zu nennen. Die letzte Stufe der strukturellen Differenzierung bilden dann die Mikrobiotope.

5.2. Die Mikrobiotope und Synusien des Untersuchungsgebietes

In einem Ökosystem lassen sich verschiedene Strata unterscheiden. In ganz einfachen Gesellschaften, wie etwa den Lavablockhalden, fehlt eine echte Schichtung, sofern man nicht die Flechtenschicht auf den Blöcken als eigene Stratozönose bezeichnen will. Ihre mikroklimatischen Verhältnisse sind wenig von denen der nackten Bodenoberfläche verschieden. Die Flechten sind imstande, nach Regenfällen etwa einen Tag lang die Feuchtigkeit zu bewahren. Von diesen Flechten, *Stereocaulon vesuvianum* Pers. und *Rhizocarpon* sp., leben nur die Raupen der Gattung *Luffia*. In den anderen Ökosystemen lassen sich regelmäßig drei Stratozönosen unterscheiden:

1. Das Euedaphon

Die erhöhte Temperatur und die grobe Struktur und Textur des Bodens, der keine Krümelbildung — oder nur im Wurzelbereich — aufweist, führt zu einer extremen Trockenheit, die bewirkt, daß eventuelle euedaphische Tiere diskontinuierlich verteilt sind und sich vorwiegend in der Rhizosphäre finden. Allerdings möchte ich es nicht ganz ausschließen, daß in den tiefen Lavaschichten, die nahe dem Staukörper der kristallisierten Lava liegen, vielleicht noch Tiere leben. Man erinnere sich hier an *Parodiellus obliquus* C. L. Koch, der tief im Grunde hochalpiner Blockhalden vorkommt. Ich möchte es vorläufig so formulieren, daß sich in den tieferen Lagen, abgesehen vom Ginster-Ökosystem, kein Euedaphon findet, in den feuchteren Hochgebirgszonen jedoch ein solches, wenn auch sehr artenarmes vorkommen kann. Nur Ameisennester finden sich überall im Boden. Die Ameisen haben aber keine engen biologischen Beziehungen zum Euedaphon, denn ihre Aktivität erstreckt sich im allgemeinen auf die Bodenoberfläche und die Krautschicht. Ameisennester kann man als Choriozönosen betrachten.

Eine eigentliche Streufauna (Hemiedaphon), wie wir sie von Wäldern her kennen, fehlt in den untersuchten Ökosystemen völlig, obwohl die Ginster einige Streu produzieren. Im Ginster-Ökosystem ist nur jene Schicht (= Edaphon s. l.), die aus Moosen, Detritus, Streu und Steinen besteht, reich von Tieren bewohnt.

2. Das Epedaphon

Unter diesem Begriff fasse ich diejenigen Tiere zusammen, die sich regelmäßig auf der Bodenoberfläche aufhalten. Arten, die tagsüber auf der Bodenoberfläche aktiv sind, zählen zum Epedaphon im engeren Sinne. Sie sind den härtesten mikroklimatischen Bedingungen ausgesetzt. Die geringe Albedo, der oft fehlende Pflanzenbewuchs und die Trockenheit führen zu extremen Amplituden im Tagesgang der Temperatur. Zur Mittagszeit lassen sich oft schon Ende Mai Temperaturen messen, die 60^0 übersteigen, und die damit in die Nähe von Werten kommen, die man von der Sahara kennt (CLOUDSLEY — THOMPSON, 1964: max. 84^0; DELYE, 1969: regelmäßig 60^0, max. 70—78^0). Unter die epedaphischen Tiere sensu strictiore fallen vor allem Arten aus den folgenden Gruppen: Araneae (bes. Salticidae, Lycosidae, Zodariidae), Orthoptera, Tenebrionidae, *Geotrupes* und Formicidae. Regelmäßig, aber nur für wenige Sekunden zeigen sich Trombidiformes, Blattodea und gewisse Carabidae. Sie alle sind am Tage aktiv und erscheinen oft an der Bodenoberfläche, ohne aber hier dauernd heimisch zu sein. Die Bodenoberfläche (ground layer) ist eine „great transit station or clearing house", wie sich ELTON (1966, p. 69) ausdrückt. Dementsprechend finden sich vereinzelt auch zufällige, heterosynusische Arten der verschiedensten Gruppen sowie auch Individuen, die physiologische Gründe (vielleicht der Wunsch nach erhöhter Transpiration) zum Verlassen ihres Schlupfwinkels veranlaßt haben mögen.

Die faunistische und biozönologische Struktur des Epedaphons ist in den tieferen Lagen kaum von der Korngrößenzusammensetzung des Untergrundes abhängig.

Diejenigen Tiere, die während der Dämmerung oder/und nachts auf der Bodenoberfläche erscheinen (Futtersuche), finden sich tagsüber im Hypolithion oder ähnlichen Schlupfwinkeln. Hier erkennt man deutlich, daß ein Großteil aller Tiere regelmäßig den Mikrobiotop wechselt.

3. Das Atmobios (Hyperedaphon, hypergaeische Fauna)

Die Tiere, die in der Strauch- und Krautschicht leben, gehören dem Atmobios an. Es handelt sich meist um geflügelte, vagile Insekten wie Blütenbewohner, Blütenbesucher und Phytophage. Selbstverständlich finden wir in ihrem Gefolge auch Räuber wie Salticidae, Araneidae, Philodromidae, Thomisidae, Asilidae und Formicidae.

Man kann das Atmobios, rein strukturell gesehen, auch als eine Summe von Choriozönosen auffassen, wobei die einzelnen

Pflanzen ihre jeweiligen Träger sind. In Ökotopen mit sehr spärlichem Pflanzenwuchs gelangt die konzentrierende Wirkung von Einzelpflanzen deutlich zum Ausdruck.

Das Mikroklima ist den atmobiotischen Tieren nicht so feindlich gesinnt, wie man zunächst annehmen möchte. Da viele Pflanzen des Ätna nicht extrem xeromorph sind und oft einen beträchtlichen Wasserumsatz aufweisen, steigen die Blattemperaturen auch nicht sehr hoch an. Zudem bietet die Pflanze Feuchtigkeit und Schlupfwinkel vor der direkten Sonnenbestrahlung.

Innerhalb der „Bezirke horizontaler Differenzierung“ (TISCHLER, 1949, p. 2), den Biochorien, lassen sich allgemein 2 Typen unterscheiden, die miteinander jedoch durch Übergänge verbunden sind.

Den ersten Typ stellen Biochorien dar, die den Tieren als Unterschlupf und zugleich als Nahrung dienen. Diese Choriozönosen machen oft eine rasche Sukzession durch und sind mehr oder minder regulationsfähig, weshalb man für diesen Typ auch das Synonym „Kleinbiozönose“ (BALOGH, 1958) verwenden kann. Unter diese Klasse fallen etwa Leichen, Exkremente, Pilze, Strandanwurf, faule Früchte. Obwohl der Ätna, besonders die Hochgebirgsstufe, reich an Kleinviehexkrementen ist, fehlen Koprophage, ja allgemein Choriozönosen dieses Typs. Der Grund wird darin liegen, daß die klimatischen Bedingungen den Abbau von Exkrementen verhindern. Einzig diejenigen Koprophagen bilden eine Ausnahme, die den Kot vergraben und so der Austrocknung entziehen können. So sieht man besonders im Herbst häufig *Geotrupes* (*Thorectes*) *intermedius* COSTA etwa 10 bis 15 cm lange, schräge Röhren in den Boden graben.

Zum zweiten Typ zähle ich die Biochorien, die den Tieren nur Unterschlupf bieten. Sie sind (meta-)stabil, langlebig und regulationsunfähig. Es kommt ihnen keinerlei Autochthonie zu. Sie enthalten weitestgehend biotopeigene Arten, sie sind also sehr geeignet für die Charakterisierung von Biozönosen. Das Musterbeispiel für diesen Typ stellt das Hypolithion dar, das WÜRMLI (1972) untersucht hat. Die mikroklimatischen Verhältnisse liegen im Hypolithion so, daß die Kryptozoen vor Austrocknung geschützt werden. Das Substrat unter den Steinen ist wohl meist trocken, aber der Tagesgang der Temperatur ist gemäßigt. Von den 7 physiologischen Klassen der Kryptozoen fehlt die erste, die der ombrophilen Tiere. Die anderen 6 Klassen sind vertreten. Die regelmäßig anzutreffenden Kryptozoen verteilen sich auf die folgenden Gruppen: Isopoda, Myriapoda, Araneae, Pseudoscorpiones, Coleoptera, gewisse Heteroptera und Formicidae.

Eine vermittelnde Stellung zwischen den beiden Typen von Biochorien nimmt der für Wüsten und sonstige Rohböden charakteristische Mikrobio„top", die einzelne Pflanze, ein. Hier kann man am besten verstehen, weshalb die Biochorien auch Aktionszentren oder Konzentrationsstellen heißen. Der Grad der Mannigfaltigkeit der epedaphischen Tiere s. l., die die Pflanze „bewohnen", hängt weitgehend von der Wuchsform ihrer oberirdischen Teile ab. Auf der einen Seite haben wir Pflanzen mit einem oder wenigen Sprossen, wie die meisten Pionierpflanzen der Laven, z. B. *Lupinus angustifolius* L., *Erysimum silvestre* (Crantz) Scop., *Isatis tinctoria canescens* Dc., *Centranthus ruber* Dc. und *Rumex* spp. Sie bieten epedaphischen Tieren recht wenig Schutz und sind deswegen im Verhältnis zu *Astragalus siculus* Biv. spärlich besiedelt. Beim Aufsteigen im Gebirge geht *Rumex scutatus* L. in die Rasse *aetnensis* (J. et C. Presl) Cif. et Giac. (Photo 8) über, die sich durch niedrigen Wuchs und oft ausgedehnte Rasenbildung (Photo 7) auszeichnet. Auch andere Pflanzen, wie *Saponaria sicula* Raf. und *Cerastium tomentosum aetnaeum* Janka bilden Mikrobiotope, die durch den dichten Wuchs gute Schlupfwinkel für die Tiere darstellen. Bei ihnen fällt es schwer, ja es ist unmöglich, zwischen Atmobios, Hypolithion und Rhizobios zu unterscheiden. Dies stimmt mit meiner Beobachtung (Würmli, 1972) überein, die behauptet, daß das Hypolithion mit zunehmender Meereshöhe einen starken Zuzug atmobiotischer Tiere erhält.

Die Wirkung dieser isoliert stehenden Teppiche und Rasen und prostraten Büsche liegt darin, daß sie den Tieren Schutz vor Temperaturextremen und erhöhte Luftfeuchtigkeit bieten und daß ihre Teile vielen als Nahrung dienen. Diese drei Eigenschaften vereinigen die Kugelbüsche von *Astragalus siculus* Biv. (Photo 9—12) in vollkommenem Maße auf sich. Die Kugelbuschheiden stehen in einzigartiger Harmonie mit der Strenge der vulkanischen Umwelt. Sie sind im irano-turanisch-kaspischen Gebiet und der südlichen Mediterraneis weiter verbreitet und bilden hier den Acantholimon-Tragacantha-Gürtel (im Gebiet des „Tragacantha"-Klimas nach Köppen). Die einzelnen Büsche, von den Einheimischen „pulvini", wörtlich „Kissen", genannt, sind außerordentlich dornenreich und erlangen einen Durchmesser von 2 m und eine Höhe von etwa 80 cm. Auf ebenem Boden zeigt der „Spinosanto" eine symmetrische Form. Da er sehr viele herangewehte Teilchen in seinem Inneren aufnimmt und fixiert, kann er bei höherem Alter tonsuriert werden. In seinem Inneren ist der Untergrund stets viel feiner (Abb. 8) als außerhalb des Strauches (Abb. 7). An Abhängen wächst der Strauch asymmetrisch, indem

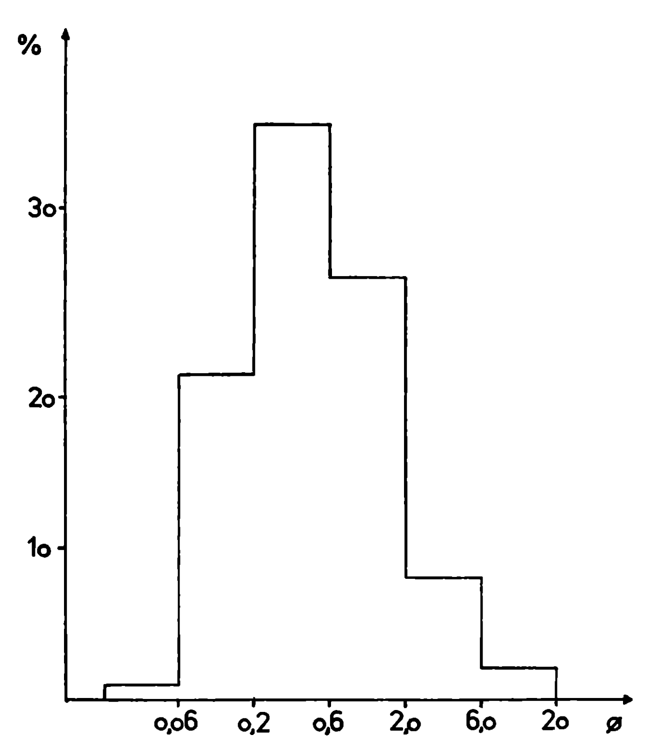


Abb. 7. Granulometrisches Diagramm, Rifugio Sapienza, 1900 m, unbewachsener Boden im Astragaletum siculi.

die Zweige der Talseite oder auch des Lees stärker entwickelt sind. Durch das Wechselspiel zwischen weiterer Akkumulation und stärkerem Wachstum ergibt sich dann eine terrassenförmige Schlußform: Ihre Talseite oder ihr Lee ist viel abschüssiger und weist eine homogenere Korngrößenzusammensetzung auf (schwererer, aber nicht festgehaltener Grobsand), da der Kugelbusch wie ein Filter wirkt. Dieser Kleinstandort ist ein beliebter Aufenthaltsort von Spheciden und Pompiliden, wie *Ammophila sabulosa* L. und *Pompilus quadrispinosus* KOHL. Sie bauen dort ihre Löcher, die trotz des homogenen Sandes eine gewisse Stabilität erreichen, da durch die Wirkung von *Astragalus siculus* BIV. die Talseite leicht angeschnitten wird und die etwas tuffartig verfestigte Asche näher der Oberfläche liegt. Dieser Kleinstandort, in dem auch die Gänge von *Geotrupes intermedius* COSTA und die Röhren von *Alopecosa* spp. häufig sind, zeigt einige Ähnlichkeit mit der Fauna

von Steilhängen, wie sie ROLLER (1936) und TISCHLER (1951 b) beschrieben haben.

Im *Astragalus siculus* BIV. - Kugelbusch lassen sich 2 Merochoriozönosen unterscheiden. *Auf* und *zwischen* den Zweigen lebt eine Tierwelt, deren Glieder zu den Lycosiden und Heteropteren gehören. Orthopteren, besonders *Platycleis intermedia* SERV., sind für diese Merozönose charakteristisch.

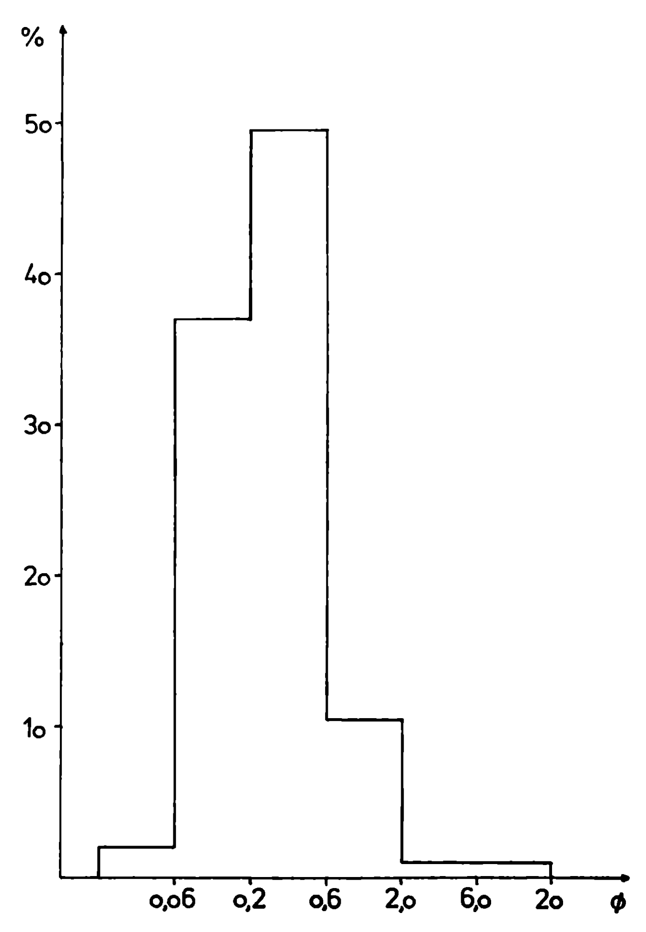


Abb. 8. Granulometrisches Diagramm, Rifugio Sapienza, 1900 m, Boden unter einem *Astragalus siculus* BIV.

Die andere Gesellschaft ist die Tierwelt, die *unter* den Zweigen lebt. Sie genießt einen hohen Verdunstungs- und Kälteschutz: Unter den Zweigen ist der Boden stets feucht und mit einer dicken Schicht organischen Abfalls bedeckt. Die Fauna zeigt weitgehend die Züge des Epi- und auch Hemiedaphons; häufig sind, neben vielen Dipteren, etwa Collembolen anzutreffen. Die mikroklimatische Gunst des Kugelbusches wird auch durch die Tatsache bewiesen, daß in den meisten *Astragalus siculus* BIV. sekundär Gräser wachsen, deren Keimlinge einen besonderen Schutz vor Austrocknung und Beweidung genießen.

Auch der unterirdische Sproß isolierter Pionierpflanzen ist, wie schon bemerkt, eine gut besiedelte Choriozönose. HILTNER hat 1904 die Kontaktzone zwischen der Wurzel und dem anliegenden Boden als Rhizosphäre bezeichnet. „Rhizosphäre", resp. „Rhizobios" wird auch vom Bodenzoologen verwendet, wenn er die nähere Umgebung der Wurzeln, resp. die betreffende Fauna kennzeichnen will. (Ich halte mit BALOGH, 1963, die Begriffe Perirrhizobios und Perirrhizosphäre für sauberer.) Die Mannigfaltigkeit des Rhizobios hängt von der Wuchsform der Wurzel ab. Je dichter der Wurzelhorst, desto mannigfaltiger ist seine Tierwelt. Homorrhize oder allorhize Wurzeln, die möglichst proximal eine Reihe von Nebenwurzeln aussenden, sind am günstigsten. So beherbergen Gramineen und *Helichrysum italicum* G. DON. eine reiche Fauna. Da gesteigertes Wurzellängenwachstum und Betonung der Hauptwurzeln die Lebensfähigkeit von Pflanzen arider Gebiete mitbedingen kann (KAUSCH, 1955), ist auch hier die mehr oder minder verzweigte Pfahlwurzel am häufigsten. Ich nenne als Beispiele *Rumex* spp. (Photo 8), *Isatis tinctoria canescens* DC., *Centranthus ruber* DC., *Erysimum silvestre* (CRANTZ) SCOP., *Astragalus siculus* BIV. (Photo 10), *Spartium junceum* L., *Genista aetnensis* (RAF.) DC. Hier tritt der Wassergehalt der Wurzel als ein wichtiger Faktor hinzu. Die ersten 4 genannten Arten, besonders *Centranthus ruber* DC., besitzen Wurzeln, die anscheinend eine große Wasserkapazität besitzen und die sich stets feucht anfühlen. Sie werden von einer, wenn auch bescheidenen, Anzahl von Tieren bewohnt. Die Wurzeln der 3 letzten Pflanzen sind verholzt, äußerst hart und trocken (Wurzellänge bei *Genista aetnensis* [RAF.] DC. bis 8 m), so daß wir ein Rhizobios vermissen. Ebenfalls völlig unbesiedelt sind die kleinen Wurzeln von Therophyten, wie *Lupinus angustifolius* L.

Von jenen Teilstandorten, die sich leicht, aber nicht entscheidend vom Allgemeincharakter des Ökotops unterscheiden, und die (am Meerstrand) besonders SCHÄFER (1970) untersucht hat, möchte ich bloß 2 nennen: die (im Sommer) eingetrockneten Rinn-

sale und die Trockenmäuerchen und Lesesteinhaufen. Freistehende Trockenmauern haben viele Züge mit den Lavablockhalden gemeinsam (cf. 6.1.1.). Mauern, die an einer Seite an Erdreich grenzen (Terrassenbau für Weinberge und Agrumenpflanzungen) beherbergen zumeist eine außerordentlich reiche Fauna. Der Untergrund der am Ostabhang häufigen Rinnsale gleicht sehr stark der Erdschicht unter dem Ginster und ist entsprechend reich an Arten (cf. 6.1.3.1.).

6. Die Gesellschaften der Pflanzen und Tiere

Ich möchte darauf hinweisen, daß die ökologischen Erkenntnisse, zu denen ich gelangt bin, bloß zu einem Teil auf den im folgenden Text angeführten Artenlisten beruhen. Vielmehr sollen diese Listen nur eine Illustration zur jeweiligen Gesetzmäßigkeit sein. Diese meine Betonung der *Beobachtung* hat ihren Grund in der Tatsache, daß das Sammeln von Tieren und das Zerstören und Verändern auch weniger Mikrobiotope in diesen labilen, zufälligen Primärgesellschaften einen schweren Eingriff darstellt. Die ökologische Analyse ist dadurch erschwert, daß 50% aller Arten reine Zufallsfunde sind (cf. 9.1.). Diese Heterogenität hat auch zur Folge, daß meine Ausführungen weitgehend deskriptiv sind und ich mich nicht einer mathematischen Formulierung bedienen konnte.

In der Klassifikation der Böden folge ich Kubiena (1953).

6.1. Die Stufe des Quercion pubescentis und des Quercion ilicis (Tiefere Lagen)

6.1.1. Die Lavablockhalden (Holocnemus pluchei — Luffia sp. — Biozönose)

Unter Lavablockhalden (geomorphologisch-ökologischer Begriff) verstehe ich einen Biotop, dessen Untergrund *nur* aus großen Lavablöcken besteht. Ihr Durchmesser beträgt 30 cm bis 2 m. Das Lückensystem zwischen den Blöcken ist nicht von feineren Gesteinsteilen ausgefüllt. Man darf die Bezeichnung Lavablockhalde nicht mit der „Blocklava" (Mac Donald, 1953) verwechseln. Während diese eine genetisch-morphologische Bedeutung hat und polyedrische, porenarme Blöcke bezeichnet (als 3. Lavaform, cf. 4.3.), die aus sehr zähflüssigem Material entstanden sind, können die Blöcke der Lavablockhalden sowohl der Aa- wie auch der Pahoehoelava angehören. Aa ist aber weitaus am häufigsten. Eigentliche Blocklaven im genetischen Sinne fehlen am Ätna überhaupt.

Die Lavablockhalden bilden den extremsten, lebensfeindlichsten Biotop am Ätna. Der Untergrund hat kein Wasserhaltevermögen und ist auch bar jeglicher höherer Vegetation. In Höhlungen und Spalten einzelner Blöcke kann sich allerdings etwas Detritus ansammeln, wo dann etwa *Sedum* sp. (Lava von 1669, südlich Nicolosi) wurzelt. Eine Kryptogamenvegetation kann hingegen schön ausgebildet sein. Dominierende Art ist *Stereocaulon vesuvianum* PERS., der die schwarzen Felsoberflächen mit einem grauen Teppich aus Flechtenbüscheln überzieht. Die Krustenflechten gehören zur Gattung *Rhizocarpon*. Bei fortgeschrittener Besiedlung durch *Stereocaulon vesuvianum* PERS. treten auch Moose der Gattung *Rhacomitrium* auf. Die Untersuchung der Rasen von *Stereocaulon vesuvianum* im Baermann-Trichter und der Zentrifuge ergab eine äußerst arme Fauna. Aus etwa 200 g Material konnte ich bloß 1 Ciliaten und 1 Rotatorie extrahieren. Tardigraden fehlen ganz. In starkem Kontrast dazu steht die Fauna der Flechtenrasen des Vesuvs, die sehr reich an *Pseudechiniscus* sp., Nematoden, Rotatorien und Protozoen ist. Der Grund für diese Verschiedenheit dürfte darin liegen, daß die Flechten am Ätna eine hohe, strauchartige Wuchsform besitzen, am Vesuv hingegen eher krustenartig ausgebildet ist. Flechten der Gattung *Stereccaulon* finden sich als Erstbesiedler an den meisten Vulkanen der Welt (FOSBERG, 1967; KRISTINSSON, 1970; LÉONARD, 1959; PERRET, 1950; POLI, mdl.; SKOTTSBERG, 1941). Die Rolle der Flechten in der Bodenbildung ist sehr groß: Die Flechtensäuren vermögen das Substrat durch Chelation anzugreifen (SCHATZ, 1962, 1963; SCHATZ et al., 1956). Die Pflanzen sorgen für die Stickstoffixation (cf. 10.2.) und ergeben den ersten Humus.

In den Lavablockhalden treten folgende Tierarten auf: Sehr häufig sind *Holocnemus pluchei* SCOP. (Araneae) und *Luffia* sp. (Lepidoptera larvae). Sporadisch sind zu finden: Araneae: *Scytodes thoracica* LATR., *Spermophora elevata* SIM., *Theridion* sp., *Leptyphantes* sp., Salticidae (z. B. *Aelurillus* sp., *Chalcoscirtus infimus* SIM., *Evophrys terrestris* SIM., *Menemerus* sp., *Philaeus chrysops* PODA); Orthoptera: *Gryllomorpha dalmatina* OCSK., *Sphingonotus coerulans* L.

Die Spinnen bilden den weitaus wichtigsten, zoophagen Teil der Zoozönose. Der Pholcide *Holccnemus pluchei* SCOP. gibt zusammen mit den Salticiden der Gesellschaft das Gepräge. Er ist wenigstens am Ätna ein Charaktertier der Blockhalden. Andernorts findet er sich auch an mikroklimatisch, nicht ernährungsbiologisch ganz anderen Biotopen wie Höhlen (WOLF, 1934—38; BRIGNOLI, 1971).

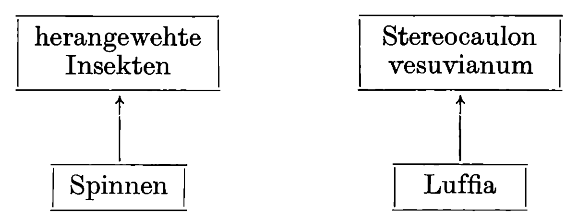
Die beiden Spinnengruppen Pholciden und Salticiden konkurrenzieren sich gegenseitig nicht. *Holocnemus pluchei* baut einfache Netze nach Art der Linyphiiden. Pro Quadratmeter kann man 1—4 bewohnte Netze finden. *Holocnemus pluchei* zeigt sich nie an der Oberfläche und flüchtet stets in die Tiefe, wohingegen die Salticiden im Freien jagen. Sie spinnen höchstens kleine Aufenthaltssäckchen wie etwa *Menemerus semilimbatus* HAHN (MONTEROSSO, 1959).

Es fällt auf, daß *Holocnemus*, *Theridion* und *Opilio* außerordentlich lange Beine besitzen. Vielleicht liegt (neben der Überbrückung der Zwischenräume) ein Grund darin, daß das Abdomen damit nie mit der heißen Oberfläche in Berührung kommt. Allerdings kommen die Salticiden auch ohne lange Beine aus. Es ist aber zu bemerken, daß auch sie sich nie längere Zeit der Sonne aussetzen, sondern stets auch den geringsten Schatten nutzen.

Die Raupen der Gattung *Luffia* stellen die zweite, allerdings nicht euzöne Dominante der Gesellschaft dar. Die Tiere, die mit Lavakörnchen besetzte Säcke tragen, ernähren sich von *Stereocaulon vesuvianum*. Sie selbst fallen den Spinnen wegen ihrer Trägheit nicht zum Opfer.

Im Herbst erscheint die Gesellschaft sehr verarmt. Die Häufigkeit der Spinnen ist stark zurückgegangen. Die Raupen von *Luffia* sp. fehlen ganz. Nur *Sphingonotus coerulans* wird im Herbst erwachsen und tritt dann überall gemein auf.

Die Nahrungsbeziehungen dieser Gesellschaft sind denkbar einfach:



Es handelt sich mit Sicherheit um zwei voneinander isolierte Nahrungsketten (cf. KÜHNELT, 1943 c). Es ist ein Merkmal der Bewohner von Initialstadien der Bodenbildung, daß sie sich von allochthonen Organismen ernähren. Als Beutetiere von *Holocnemus pluchei* stehen fest: Aphidina, *Danacaea* sp., Halticinae, Nematocera, *Oedemera atrata* SCHM. Um zu erfahren, welche Tiere sich häufig in der Luft aufhalten und somit auch potentielle Beutetiere sind, habe ich Fänge mit Gelb-, Grün-, Rot- und Blauschalen durchgeführt. Gelb war, entgegen den Erfahrungen, die ich an

reifen Ökosystemen in Sardinien gewonnen habe, am fängigsten. Die zugeflogenen Tiere verteilen sich hauptsächlich auf folgende Gruppen: Aphidina, Psyllidae, Coleoptera Malacodermata, Coccinellidae, Oedemeridae, Anthomyidae, Chloropidae, Dolichopodidae, Phoridae, Ichneumonidae, Proctotrupidae.

An gewissen Tagen sieht der Flug der Blattläuse einem Schneetreiben ähnlich, so daß man auf dem Boden pro Quadratmeter bis 500 Individuen zählen kann.

Die Lavablockhalden sind eine äußerst stabile Gesellschaft (cf. BENFATTO, 1966/67; LÉONARD, 1959). Erst nach Jahrhunderten können die Kryptogamenteppiche die Zwischenräume zwischen den Blöcken überbrücken und zusammen mit den herangewehten Detritus eine Grundlage für das Wachstum höherer Pflanzen bilden. Die Zusammensetzung der Tierwelt ändert sich kontinuierlich mit dieser Entwicklung. Es ist müßig, darüber zu streiten (obwohl der Autor vom positiven Befund überzeugt ist), ob die beschriebene Gesellschaft als Biozönose gelten kann oder nicht. Sie würde sich jedenfalls unter die nicht autarken, wie die Höhlen, einreihen.

Eine ähnliche Tierwelt können wir auch in anthropogenen Standorten wie Trockenmauern und Lesesteinhaufen finden. Die Mauern eines alten vernachlässigten Rebbergs auf grobsandigem Untergrund (nördlich Nicolosi) beherbergte die folgenden Arten: Araneae: *Scytodes thoracica* LATR., *Holocnemus pluchei* SCOP., *Nomisia exornata* C. L. KOCH, *Philodromus* sp., *Heliophanus* n. sp.; Chilopoda: *Scutigera coleoptrata* L.; Heteroptera: *Berytinus minor* H.-S.; Lepidoptera: *Luffia* sp., larvae; Hymenoptera: *Acantholepis frauenfeldi* MAYR.

Sehr charakteristisch ist das Auftreten der synanthropen *Scutigera colecptrata* (cf. 6.1.3.). Der Vergleich verschiedener Standorte zeigt uns, daß die Fauna der Mauern und Klaubsteinhaufen sehr heterogen zusammengesetzt ist und meist gemeinsame Züge vermissen läßt.

6.1.2. Fladen-, Seil- und Gekröselaven

Fladenlaven treten in den tieferen Lagen selten auf. Sie sind (etwa Teile der Lava von 1669, die den Monti Rossi entflossen ist) Schulbeispiele für kleinräumige Vegetationskomplexe: Auf exponierten Flächen leben nur Kryptogamen. Senkrechte Wände mit Rissen tragen eine *Cheilanthes fragrans* W. et B. — *Parietaria lusitanica* L. — Gesellschaft. Kleine Schollenoberflächen sind von *Sedum caeruleum* L. bewachsen. In tiefen Spalten wurzeln Büsche wie *Pistacia terebinthus* L. und *Rhamnus alaternus* L. (POLI, 1970).

In den tieferen Spalten der Fladenlava gedeihen reichlich Moose, die für eine beträchtliche Feuchtigkeit, ja Nässe sorgen. Leider sind diese Spalten wegen ihrer Enge einer zoologischen Sammeltätigkeit kaum zugänglich. So habe ich darauf verzichtet, diese wenigen Stellen genauer zu untersuchen.

6.1.3. Junge Lava im Pionierpflanzen- und Kräuter-Gräserstadium

Wie schon die Kapitelüberschrift ahnen läßt, ist hier keineswegs von Gesellschaften mit homogener Zusammensetzung die Rede. Die zooökologische Gliederung der Ökosysteme, die uns hier interessieren, war mir erst möglich, als ich mich daran erinnerte, daß die Chilopoden *Scolopendra oraniensis* Newp., *Scolopendra cingulata* Latr. und *Scutigera coleoptrata* L. (Verhoeff, 1936, hält ihre Verbreitung nördlich der Alpen zu Unrecht für anthropogen) in Süditalien Leitformen für anthropogene Veränderung des Standortes sind. Diese Veränderung besteht meist darin, daß der Mensch den Biotop für eine Bepflanzung herrichtet und Trockenmauern und Steinhaufen errichtet. Die Schwierigkeiten, die Biotope, die hier in Frage kommen, mit Hilfe biozönologischer Kriterien zu ordnen, gehen auf folgende Gründe zurück:

1. In der Fußstufe des Ätna verändert der Mensch dauernd die Landschaft. Man kann aber kaum die Intensität und die Dauer (viele Agrarbiotope sind wieder verlassen) der Beeinflussung und Veränderung abschätzen, da ein Eingriff in diese wenig entwickelten Ökosysteme bloß die Sukzession verlangsamt, zum Stillstand bringt oder rückgängig macht, ohne aber eine neuartige Sukzession einzuleiten (wie dies etwa bei höheren Gesellschaften der Fall sein kann).

2. Auch in unberührten Gesellschaften stellt die pflanzliche wie tierische Besiedlung ein atypisches, in ihrer Artzusammensetzung weitgehend zufälliges Initialstadium der Sukzession dar.

In den beiden folgenden Kapiteln (6.1.3.1., 6.1.3.2.) will ich besonders das reziproke Verhältnis in Art- und Individuenreichtum der beiden Synusien, Hypolithion und Rhizobios erläutern. Es gilt die folgende Regel: Bei zunehmend feiner werdender Korngrößenverteilung des Bodens nimmt der Art- und Individuenreichtum des Hypolithions zu, der des Rhizobios ab. Die Regel, die allerdings nur bei spärlicher pflanzlicher Besiedlung Gültigkeit hat, rechtfertigt auch eine Gliederung der betreffenden Ökosysteme nach der Granulometrie des Untergrundes.

6.1.3.1. Brocken- und Schollenlaven

Unter dieses Kapitel fallen die vorwiegend steinigen bis blockigen Lavafelder. Es fällt oft nicht leicht, zwischen Brocken-

und Schollenlaven zu unterscheiden, was aber zumindest für die Tiere nicht von eminenter Bedeutung ist.

Der Gehalt an organischer Substanz im Boden ist auch in Pflanzennähe sehr gering. Er schwankt von 0,305 bis 0,865% (Glühverlust) und ist damit biologisch noch sehr wenig bedeutsam. Die Böden sind als Rohböden (Silikatxerosyroseme), Protoranker oder höchstens Ranker zu bezeichnen. Die Korngrößenverteilung des Untergrundes hat wohl einen entscheidenden Einfluß auf die spärliche Vegetation (Deckung 15—40%) und damit auf das Atmobios, Rhizobios und auch Hypolithion, sie scheint aber für die Verteilung des Epedaphons s. str. von keiner Bedeutung zu sein. Es setzt sich aus Salticiden (z. B. *Aelurillus* sp., *Chalcoscirtus infimus* SIM., *Menemerus* sp., *Phlegra bresnieri* LUCAS, *Sitticus* sp.), Formiciden (Nester von *Aphaenogaster semipolita* NYL., *Messor* sp., *Tapinoma erraticum* LATR., *Formica cunicularia* LATR.) und Zufälligen (Erigonidae, Aphidina, Curculionidae) zusammen.

Auf der Bodenoberfläche treten überall Orthopteren auf: Im Frühling sind es erwachsene Individuen von *Acrotylus patruelis* H.-S., einem typischen Wüstentier, und Jungtiere von *Sphingonotus coerulans* L., seltener *Decticus albifrons* F., im Herbst sind adulte *Sphingonotus coerulans* gemein.

Granulometrische Untersuchungen haben deutlich die bodenbildende Wirkung der Ameisen gezeigt (hier besonders *Tapinoma erraticum* LATR.). Sie häufen um ihre Nesteingänge feines Material (Grobsand) an und begünstigen somit die Ansiedlung höherer Pflanzen (Myrmekochorie!). Die Feuchtigkeit eines Nestwalles betrug 0,19%, während die Werte für den freien Boden (Ökotoptyp: Brockenlava mit offenem Ginsterbusch, Bodentyp: Rohboden bis Ranker) von 0,02 bis 0,09 schwankten.

Wegen der groben Textur des Untergrundes ist eine Trennung von Epedaphon s. str. und Hypolithion nicht leicht und oft arbiträr. Das Hypolithion ist sehr arten- und individuenarm, und manche Art (mit Stern) gehört eigentlich dem Epedaphon s. str. an. An 4 Standorten fanden sich etwa: Gastropoda: *Papillifera papillaris* MÜLL.; Pseudoscorpiones: *Olpium olivieri* SIM,; Araneae: *Dysdera lagrecai* ALIC., **Zodarion elegans* SIM., **Z. neapolitanum* DEN., *Lepthyphantes* sp., *Drassodes* sp., *Nomisia exornata* C. L. KOCH, **Chalcoscirtus infimus* SIM., **Menemerus* sp.; Opiliones: *Dasylobus cavipalpis* GRUBER; Thysanura; Coleoptera: *Otiorrhynchus corruptor* HOST.; Lepidoptera: *Luffia* sp., larvae; Formicidae (Nester): *Tetramorium semilaeve* ANDRE, *Plagiolepis pygmaea* LATR. Auch hier ist die Anzahl der xenosynusischen Arten (Aphidina, *Aphalara exilis* WEB. et MOHR, Coccinellidae larvae, *Longitarsus* sp., Ipidae spp.) hoch.

Daß der Gehalt an organischer Substanz eine direkte Wirkung auf die Bodenmakrofauna hat, ersieht man aus dem relativen Art- und Individuenreichtum eines steinigen, aber moosreichen, im Sommer trockenen Schmelzwasserrinnsals oberhalb Zafferana (900 m, Glühverlust 4%, Feuchte 2,5%): Isopoda: *Armadillidium mehelyi* VERH.; Araneae: *Scytodes thoracica* LATR., *Theridion* sp., Erigonidae sp., Araneidae sp., *Nomisia exornata* C. L. KOCH, *Scotophaeus* sp., *Philodromus* sp., *Oecobius annulipes* LUCAS, *Sybota producta* SIM.; Opiliones: *Dasylobus cavipalpis* GRUBER; Chilopoda: *Scolopendra oraniensis* NEWP., *Lithobius* sp., *Scutigera coleoptrata* L.; Collembola, häufig; Machilidae; Coleoptera: *Otiorrhynchus corruptor* HOST.; Lepidoptera: *Luffia* sp. larvae; Formicidae (Nester): *Leptothorax n. niger* FOR., *Tetramorium semilaeve* ANDRE. Typisch für fortgeschrittene Standorte mit relativ hohem Gehalt an organischer Substanz ist die gute Entwicklung der Makrohumiphagen und der Ameisen.

An den vielen Standorten, die zu den Brocken- und Schollenlaven zu zählen sind, habe ich auch das Rhizobios der dominanten Pflanzen untersucht. Geordnet nach fallendem Art- und Individuenreichtum des Rhizobios ergibt sich folgende Reihenfolge: *Helichrysum italicum* G. DON., *Isatis tinctoria canescens* DC., *Rumex* sp., *Centranthus ruber* DC., *Erysimum silvestre* (CRANTZ) SCOP., *Senecio squalidus* L., *Scrophularia canina* L. An einem Exemplar von *Helichrysum italicum* fanden sich mehr als 2 Dutzend verschiedene Arten; vertreten waren etwa Makrohumiphage (*Brachyiulus stuxbergi* BERL., Lepidoptera larvae), Mikrohumiphage (Collembola, Oribatoidea), Karnivore (*Lithobius* sp., Araneae, Pseudoscorpiones, Staphylinidae). Ferner fanden sich im Wurzelhorst 5 Ameisennester (*Pheidole pallidula* NYL., *Tetramorium semilaeve* ANDRE, *Plagiolepis pygmaea* LATR.). Das Rhizobios verschiedener Pflanzen (der gleichen Art) an gleichen oder an verschiedenen Standorten ist oft so verschieden, daß es bisweilen schwerfällt, das Rhizobios als eine Synusie zu betrachten. Dennoch sind typische Gruppen die Isopoda, Myriapoda, Pseudoscorpiones, Collembola, Gastropoda, Lepidoptera larvae, Coleoptera, Formicidae. Es hat sich hier auch die bereits formulierte Regel bestätigt, daß mit zunehmender Größe des Wurzelhorstes auch der Art- und Individuenreichtum des Rhizobios zunimmt. *Helichrysum italicum* hat beispielsweise sehr schön homorrhize Wurzeln. Inwieweit die Wurzeln einzelner Pflanzen eine anziehende oder abstoßende Wirkung auf Tiere haben können (cf. FÜHRER, 1961), läßt sich hier nicht entscheiden.

Das Atmobios der bereits genannten Pflanzen ist sehr arm und besteht vorwiegend aus Hemipteren und Coleopteren, die die Blüten

besuchen. Bei Pflanzen, die regelmäßig eine reichere Fauna aufweisen (z. B. *Isatis tinctoria canescens* Dc.), treten auch schon räuberische Spinnen auf (Thomisidae, Salticidae). Die Mannigfaltigkeit des Atmobios nimmt mit zunehmender Dichte des Pflanzenteppichs stark zu.

6.1.3.2. Lavasandhangphysiotope

Der Untergrund der Lavasandhangphysiotope besteht weitgehend aus Lavaverwitterungsmaterial. Der Deckungsgrad der Vegetation (= F) schwankt zwischen 10 bis 60%. Da der Boden sandig bis feinkiesig ist, wird er stets unter Kultur genommen (Agrumen, Reben). Eine der wenigen unberührten, jedoch sehr kleinflächigen Stellen fand ich nördlich des Monte Fusara bei Nicolosi. Sie sind in eine ausgedehnte Brockenlava eingebettet und tragen eine Fazies von *Trifolium angustifolium* L. Auf und von den Pflanzen leben Blattläuse, die einesteils von den sehr häufigen *Acantholepis frauenfeldi* Mayr (2 Nester) gemolken werden, und die anderenteils den zahlreichen Coccinelliden-Larven zum Opfer fallen. Die Spinnen (Erigonidae, *Lepthyphantes* sp., *Ozyptila* sp., *Hyctia* sp.) werden sich auch hier von allochthonen Elementen ernähren.

Ein weiterer, ebenfalls feinkiesig-grobsandiger Standort nördlich der Monti Rossi, Nicolosi (F = 20%, hauptsächlich *Lupinus angustifolius* L., *Cynosurus echinatus* L., Protoranker) ist ebenfalls wenig vom Menschen beeinflußt geblieben. Dem Epedaphon s. str. gehören nur Orthopteren und Salticiden an. Das Hypolithion ist reich besiedelt. Es fanden sich ungefähr 15 Arten, darunter die Diplopoden *Polyxenus* sp. und *Brachyiulus stuxbergi* Berl. sowie Nester der Ameisen *Aphaenogaster semipolita* Nyl., *Acantholepis frauenfeldi* Mayr und *Plagiolepis pygmaea* Latr. In der Rhizosphäre der Gräser fanden sich nur ganz vereinzelt Ameisen und Salticiden. Obwohl der Boden in 10 cm Tiefe deutlich feucht war (2%; oberste 2 cm, unbewachsen: 0,00%, bewachsen: 1,64%), ergab die Extraktion im Berlesetrichter keine Tiere.

Die meisten Lavasandhangphysiotope sind jedoch vom Menschen stark beeinflußt, was sich darin kundtut, daß *Scutigera coleoptrata* L. und/oder *Scolopendra oraniensis* Newp. und/oder *Sc. cingulata* Latr. auftreten. Die *Scolopendra*-Arten weisen nicht das hohe Maß an Synanthropie auf wie *Scutigera coleoptrata* L.

Abgesehen von den alten Laven war der reichste Standort meines Untersuchungsgebietes ein feinkiesig-grobsandiger, ehemaliger Rebberg bei Nicolosi, der als Abfallplatz für Bauschutt (Lavablöcke, Ziegel) benutzt wurde. Die vielen Steine sowie die

Schicht organischen Bestandesabfalls (F = 60%, hauptsächlich *Scrophularia canina* L.) boten vielen Tieren gute Überlebensmöglichkeiten. Das Hypolithion und eine zerfallene Trockenmauer ergaben eine Fauna von über 60 Arten. Besonders häufig und bemerkenswert sind *Armadillidium decorum* BRDT, *Dysdera lagrecai* ALIC., *Nomisia exornata* C. L. KOCH, *Scutigera coleoptrata* L., *Lysiopetalum sicanum* BERL., *Loboptera decipiens* GERM., *Polyphaga aegyptiaca* L. Die Ameisenfauna war für die geringe Fläche von 300 m^2 sehr reich: Nester von *Aphaenogaster semipolita* NYL. (1), *Cremastogaster scutellaris* OL. (1), *Leptothorax n. niger* FOR. (1), *L. rottenbergii* EM. (1), *Messor sanctus bouvieri* BONDR. (3), *Pheidole pallidula* NYL. (3), *Tetramorium semilaeve* ANDRE (3), *Tapinoma erraticum* LATR. (1), *Acantholepis frauenfeldi* MAYR (1), *Camponotus lateralis* OL (1), *C. nylanderi* EM. (1), *Plagiolepis pygmaea* LATR. (1). Der Diplopode *Lysiopetalum sicanum* BERL. bevorzugt nicht das Hypolithion, sondern wohnt in charakteristischer Weise in den Wurzelkanälen von *Genista aetnensis* (RAF.) DC. Sonst ist die Rhizosphäre nicht von Makroarthropoden besiedelt. Auch das Atmobios ist artenarm. Ich habe diesen Biotop dreimal gründlich untersucht und besammelt. Hier hat es sich deutlich gezeigt, daß das Sammeln in diesen Primärgesellschaften einen sehr schwerwiegenden Eingriff darstellt, denn die ehemals häufigen Arten waren schließlich kaum mehr zu finden.

Vielen weiteren Lavasandhangphysiotopen mit fortgeschrittener Vegetation (F = ca. 40%, hauptsächlich *Scrophularia canina* L.) sowie altem Lavaterrain und dem *Genista aetnensis*-*Spartium junceum*-Ökosystem sind meist folgende Arten gemeinsam: Pseudoscorpiones: *Olpium olivieri* SIM.; Araneae: ?*Hogna radiata* LATR., *Zelotes fuscorufus* SIM.; Diplopoda: *Ommatoiulus oxypygus* BRDT; Blattariae: *Loboptera decipiens* GERM., *Polyphaga aegyptiaca* L.; Coleoptera: *Ocypus ophthalmicus* SCOP., *Dendarus lugens* MULS. et REY. Ich betrachte diese Arten (natürlich neben den Carabiden) als Zeiger für einen erhöhten Gehalt (des Bodens) an organischem Abfall.

6.1.3.3. Zusammenfassung

Die bisher unter 6.1.3. angeführten Arten gehören fast alle dem Frühlingsaspekt an. Im Herbst erscheint die Fauna stark verarmt, sie ist eigentlich nur ein Relikt der Frühlingsfauna, wie wir dies von den sommerdürren mittelitalienischen Feldern her kennen (WÜRMLI, 1975). Nur wenige Arten treten im Herbst häufiger auf, etwa *Ommatoiulus oxypygus* BRDT, *Forficula decipiens* GENE, *Sphingonotus coerulans* L., *Ocypus ophthalmicus* SCOP., *Pimelia sardoa* SOL., *Timarcha* sp. Der Diplopode *Ommatoiulus*

oxypygus BRDT tritt im Herbst zu Tausenden auf und unternimmt weite Wanderungen durch sterile Gebiete wie Lavablockhalden. Diese Bewegungen dienen der Ausbreitung und ökologischen Sukzession und vermögen die kleinräumigen Ökosysteme (z. B. Ginster) vom Bevölkerungsdruck der betreffenden Art zu befreien.

Zur faunistischen Struktur der Ökosysteme der jungen Laven im Kräuter-Gräser-Stadium kann man kaum etwas Positives feststellen. Typisch ist die starke Heterogenität in der Verteilung von Flora und Fauna. Die Artzusammensetzung scheint weitgehend vom Einwanderungszufall abzuhängen und eher autökologisch bestimmt zu sein. Die wohldefinierten, strengen Umweltbedingungen der Lavablockhalden führen zu einer ebenso wohldefinierten und homogenen Biozönose.

Sehr charakteristisch sind auch die jeweiligen Individuenzahlen, die auf Laven im Pionierpflanzenstadium nie über 10 Exemplare pro Art auf ungefähr 200 m^2 hinausgehen. Dies macht selbst eine grobe produktionsbiologische Beurteilung unmöglich.

6.1.4. Das Ginsterökosystem (Genista aetnensis, Spartium junceum)

An einzelnen, nicht allzu grobscholligen Stellen der Lava können sich Ginsterbüsche festsetzen. Systematisch gesehen handelt es sich um *Spartium junceum* L. und um *Genista aetnensis* (RAF.) DC. (Photos 4, 5). Diese ist nur an den ost- und südwärts gerichteten Abhängen häufig und kann sogar überwiegen. *Genista aetnensis* ist der größte italienische Ginster. Er kann über 8 m hoch werden. In der strauchigen Form (Photo 5) und im nichtblühenden Zustand ist er schwer von *Spartium junceum* zu unterscheiden. Seine Strauchform ist anthropogen: Das außergewöhnlich harte Holz eignet sich gut zur Herstellung von Holzkohle, und so wird ein Strauch oft mehrmals geschlagen, was sich auf die Tierwelt katastrophal auswirkt.

Spartium junceum und *Genista aetnensis* sind sowohl typische Erstbesiedler als auch die Hauptglieder einer relativ späten Sukzessionsstufe (Ginsterbusch-Stadium von WERNER, 1968): Das Ginster-Ökosystem ist sehr langlebig. Unter den Büschen, wo dicke Mooslagen unter der intensiven Beschattung für eine konstante erhöhte Feuchtigkeit sorgen, finden wir eine therophytenreiche Gesellschaft. Diese Folgegesellschaft (etwa *Geranium robertianum* L., *Briza maxima* L.) scheint, außer den Moosen, für die Fauna ohne Bedeutung zu sein.

Genista aetnensis steigt bis zur Stufe des Rumici-Astragalion siculi, wo sie die Genista aetnensis-Variante des Astragaletum siculi forma altomontana inferior bildet.

In Sardinien zeigt *Genista aetnensis* ein abweichendes soziologisches Verhalten und bevorzugt höherentwickelte und vom Menschen wenig beeinflußte Gesellschaften. Man findet sie meist im Quercetum ilicis und den davon abstammenden Macchien des Typs Arbution und Genisteion (ARRIGONI & VANELLI, 1967).

Der Boden unter den Ginstern gehört den Rankern, in jüngeren Fällen noch den Protorankern an. Der vorliegende Ranker läßt sich keinem von KUBIENA (1953) beschriebenen Subtyp zuordnen. Das gleiche gilt für die Humusform. Sie besteht aus ziemlich langen (3—8 mm), unzersetzten, auch bei entwickelten Rankern nicht verbraunten Bruchstücken vor allem von Zweigen, Blättern und Samen. Der Humus zeigt keinerlei Anzeichen einer Aggregatbildung. Insektenleichen sind sehr selten und fallen überhaupt nicht ins Gewicht. Auch die großen Kotballen der Diplopoden sind nicht sehr häufig: Sie tragen oft eine Schicht aus Lavakörnern angekittet. Oft enthalten sie auch viele abstehende Sklerenchymfasern, die sie Seebällen ähnlich werden lassen. Auch diese Kotballen sind sehr gut erhalten. Da auch die Mesofauna, besonders die Collembolen spärlich vertreten sind, fehlen auch die Kotballen der Mikrohumiphagen fast ganz. Obwohl ich mit HOWARD (1969) der Meinung bin, daß für die Humustypen der „Rohböden" eine eigene Klassifikation geschaffen werden muß, steht die vorliegende Form dem Grobmoder (sec. KUBIENA, 1953) noch am nächsten.

Die Förna geht kontinuierlich in den Humushorizont über. Die C_1-Schicht, die darauf folgt, ist jedoch mehr oder weniger gut abgegrenzt. Die Teile der C_1-Schicht sind sehr kompakt gelagert, da sie durch das Wachstum und die Bewegung der Ginsterwurzeln gut eingeregelt wurden, was sich auch in einem hohen Zurundungsgrad der gröberen Körner äußert (cf. 10.3.). *Genista aetnensis* soll nach POLI (1965) der einzige Strauch sein, der imstande ist, Blöcke und kompakten Lavafels durch mechanische Wirkung der Wurzeln zu zertrümmern. Zwischen den Steinen des C_1-Horizontes finden wir Moose, Detritus und Lavastaub, die schon ziemlich verbraunt sein können und eine höhere Stufe der Bodenbildung darstellen. Diese Schicht weist eine erhöhte Feuchtigkeit (3,0—6,0%: erlaubt einen beträchtlichen Grad an Verpilzung) und einen erhöhten Anteil an organischer Substanz auf (Glühverlust 1,33—9,44%, durchschnittlich 4—7%). Der pH schwankt von 5,9 bis 6,6. Der C_1-Horizont kann recht tief gehen (bis ca. 50 cm) und stößt dann an den ziemlich kompakten C_2-Horizont, den nur die Wurzeln des Ginsters durchbrechen.

Die ersten Aufnahmen des Atmobios habe ich im Mai gemacht, zu einer Zeit also, wo *Spartium junceum* blüht, *Genista aetnensis*

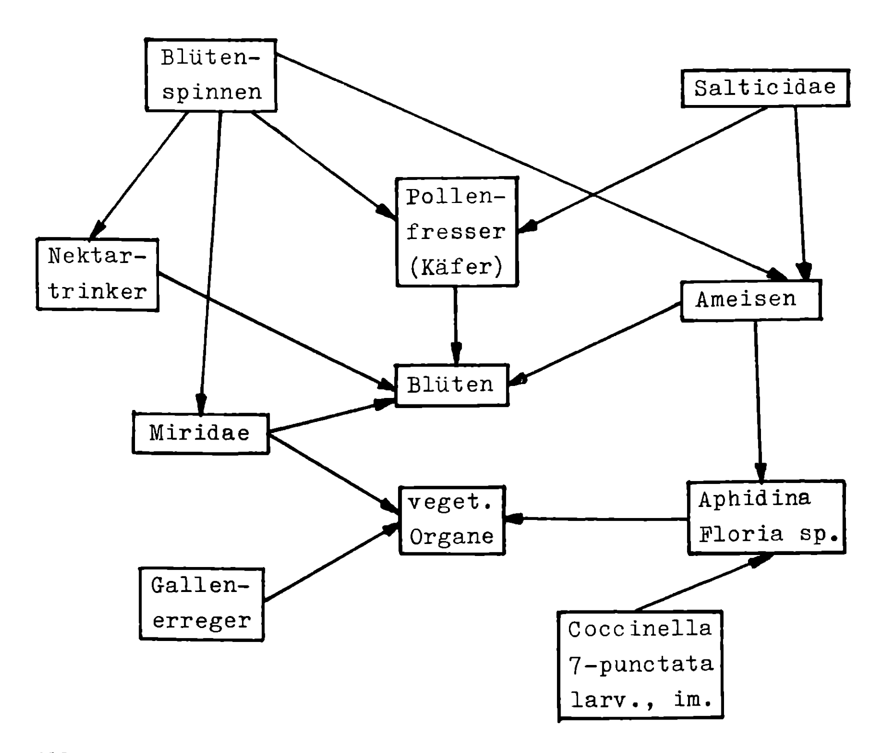


Abb. 9. Die wichtigsten Glieder der Nahrungsketten im Atmobios von *Spartium junceum* L.

aber auch in tieferen Lagen damit noch etwas zuwarten muß. Dementsprechend unterscheidet sich auch die Tierwelt. Bei *Spartium junceum* stehen die Blüten (Abb. 9), bei *Genista aetnensis* die vegetativen Organe und ihre Konsumenten (Abb. 10) im Mittelpunkt der Nahrungsketten. Bei *Spartium junceum* zählen zu den ökologischen Gruppen hauptsächlich die folgenden Taxa: Blütenkäfer: *Malthinus* sp., *Rhagonycha fulva* Scop., *Danacaea* sp. (häufig), *Cardiophorus argiolus* Gene, *Meligethes* sp., *Oedemera atrata* Schm. (gemein), *Anaspis varians* Muls. (gemein), *Cteniopus flavus* Scop. (gemein), *Oxythyrea funesta* Poda; vagile Nektartrinker: *Apis mellifica* L., *Xylocopa violacea* L., Anthomyidae, Bombyliidae, Calliphoridae, Dryomyzidae, Larvaevoridae, Trypetidae, Lycaenidae; Blütenspinnen: *Mangora acalypha* Walck., *Synaema globosum* F., *Philodromus aureolus* Cl. Bei *Spartium* ist der Konnex um die vegetativen Organe bloß ein Fragment des Konnexes von

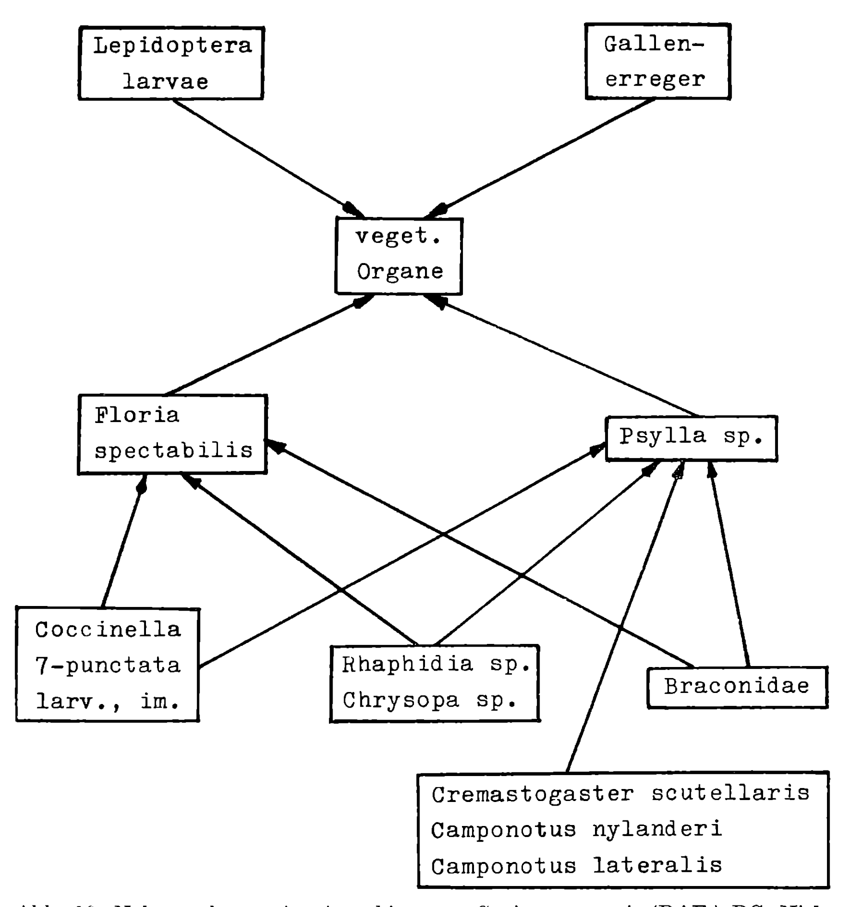


Abb. 10. Nahrungsketten im Atmobios von *Genista aetnensis* (RAF.) DC. Nicht aufgeführt die Spinnen, die sich weitgehend von vagilen, allochthonen Insekten ernähren.

Genista aetnensis (Fig. 11). Hier treten die Homopteren *Psylla* sp. und *Floria spectabilis* FLOR in ungeheuren Mengen auf (pro ausgewachsenen Strauch schätzungsweise 3000—5000 Exemplare). Ihre Saugwirkung läßt die Spitze der Zweige verkrüppeln. Vermutlich verhindern sie damit auch eine Blüte des Strauches. Beim frühblühenden *Spartium junceum* konnte ich dies nie beobachten. Während der Blüte von *Genista aetnensis* findet sich natürlich eine ähnliche Blütenfauna wie bei *Spartium* ein. Umgekehrt aber bildet sich nach der Blüte von *Spartium* nie ein derart umfangreicher

(nach Individuenzahl) Konnex wie bei *Genista* aus. Die beiden Konnexe der Blüten und vegetativen Organe sind ziemlich unabhängig.

Im Herbst ist die Fauna beider Ginster sehr verarmt und beinahe identisch. Zu dieser Jahreszeit fallen in besonderem Maße hexenbesenartige Gallen auf, deren Erreger ich nicht habe identifizieren können. Erstaunlicherweise konnte ich in den Samen des Ginsters nie Larven von Bruchiden entdecken. Ebenso vermißt man im Frühling die Imagines (und auch Larven) von Syrphiden.

Die Ameisen stellen den Kontakt zwischen Edaphon und Atmobios her. Man kann möglicherweise die relative Armut an Schmetterlingsraupen mit der oberirdischen Aktivität der recht aggressiven *Cremastogaster* und *Tapinoma* in Zusammenhang bringen. Die einzelnen Arten lassen sich gegenseitig in Ruhe. Die morphologisch wie ethologisch sehr ähnlichen *Cremastogaster scutellaris* Ol. und *Camponotus lateralis* Ol. benützen die gleichen Wege. Auf der Bodenoberfläche fallen die mittelgroßen Ameisen, besonders *Tapinoma erraticum* Latr., den Spinnen der Gattung *Zodarion* zum Opfer. Die verschiedenen Ameisenarten legen ihre Nester in verschiedenen Strata an: *Leptothorax unifasciata* Latr. wohnt in der Förna in längeren, hohlen und dürren Zweigen des Ginsters. Die anderen *Leptothorax* sowie *Pheidole pallidula* Nyl., *Plagiolepis pygmaea* Latr., *Tetramorium semilaeve* André und *Cremastogaster laestrygon* Em. haben ihre Nester in der C_1-Schicht, während die Formicinen (*Camponotus lateralis* Ol., *C. nylanderi* Em. und *Cremastogaster scutellaris* Ol. tief in der Lava hausen, so daß man ihre Nester nie finden kann.

Genista aetnensis und *Spartium junceum* weisen keine konstanten Unterschiede in der faunistischen Zusammensetzung des Edaphons auf.

Viele edaphische Tiere bevorzugen einen bestimmten Bodenhorizont als Aufenthaltsstratum: In der Förna und im A_H-Horizont leben Pseudoscorpione, Araneae (vor allem Salticidae) und Blattariae; nach der Tiefe zu (bis etwa 20 cm, C_1-Schicht) werden die Diplopoden, Mollusken und Carabiden häufiger.

Als Makrohumiphag sind neben *Armadillidium* sp. nur die beiden Diplopoden *Brachyiulus stuxbergi* Berl. und *Ommatoiulus oxypygus* Brdt einzustufen. Auch bei ihnen können wir eine gewisse räumliche Trennung feststellen: *Ommatoiulus oxypygus* lebt vor allem in den oberflächennahen Schichten, während *Brachyiulus stuxbergi* eindeutig die tieferen C_1-Schichten bevorzugt.

Mikrohumiphag sind die Oribatoidea (*Cosmochthonius* cf. *semiareolatus* Hammer, *Hemileius* sp., *Oppia corrugata* Paoli, *Ori-*

batula sp., *Pelops phytophilus* BERL., *Peloptulus phaenotus* C. L. KOCH, *Pergalumna* sp.) und die Collembolen, die allerdings nicht sehr häufig auftreten (interessant ist der Fund von *Tullbergia triacantha* BÖRNER). Die Mikroarthropoden werden manchen Räubern, Pseudoskorpionen, Spinnen und der Charakterart für das Ginsterökosystem, *Metabletus fuscomaculatus* MOTSCH., sowie den Myrmicinen als Nahrungsgrundlage dienen.

Das Schneiden der Ginster und die Gewinnung ihrer Zweige hat für die Bodenfauna verheerende Folgen. Die plötzliche Besonnung und Austrocknung läßt die meisten Tiere absterben. Es vergehen Jahrzehnte, bis der Ginster wieder seine ursprüngliche Größe erreicht hat und die Bodenfauna wieder in die „Blumentöpfe" eingewandert ist. Bei *Genista aetnensis*, die nur unter der Hand des Menschen buschförmig wächst, ist die historische Hypothek, die auf ihrer Fauna liegt, besonders groß (und nicht abschätzbar), da man die Ginestra früher auch zur Textilherstellung geerntet hat (BIONDA, 1943). Es steht jedenfalls fest, daß unter der baumförmigen *Genista aetnensis* sich keine solche Bodenfauna (wie unter der buschförmigen) findet: Die Biozönose der *Genista aetnensis* ist weitgehend anthropogen, was für die menschenleeren, öden Lavaströme sehr erstaunen mag.

6.1.5. Ökosysteme auf alter Lava

Zu den alten Laven zählen jene, deren Alter 700 Jahre überschreitet. Genau sind sie oft nicht mehr zu datieren, doch sind ihre Grenzen meist noch scharf zu erkennen, was für die Langsamkeit der Sukzessionen spricht. Allgemein kann man feststellen, daß mit zunehmendem Alter der Lava die Arten- und Individuenfülle des Atmobios viel stärker zunimmt als die des Edaphons. Als Beispiel sei die herrliche alte Fladenlava (della Nave) bei Randazzo erwähnt. Sie ist zu 90% bewachsen; besonders fallen auf *Asphodelus ramosus* L., *Asphodeline lutea* (L.) RCHB. und *Ferula communis* L. (Frühlingssaspekt). Der Boden ist ein Ranker bis Braunerde, in den vielen Mulden der Lava liegt sehr viel Feinmaterial. Das Atmobios war hier wegen der hohen Vagilität der ihm zugehörigen Tiere sehr gut entwickelt, ja von einer Mannigfaltigkeit, wie ich sie in Süditalien selten angetroffen habe. Besonders stach die *Ferula communis* L. hervor, die wie ein Magnet auf die Tiere wirkt (cf. Arbeiten von CROVETTI in den Studi Sassaresi). Artenlisten anzuführen wäre sinnlos. Die Bodenfauna war im Verhältnis dazu sehr arm, was sicher mit der Einwanderungsgeschwindigkeit zusammenhängt. Es fanden sich etwa *Armadillidium degeneri* STROUH., einige Spinnen, bes. *Dysdera lagrecai* ALIC., einige Myriapoden, Carabiden

und Tenebrioniden sowie häufiger *Gryllus campestris* L. (Neufund für Sizilien!) und *Cydnus aterrimus* Fst. Auffallend arm war auch die Ameisenfauna: Häufig waren bloß Nester von *Aphaenogaster semipolita* Nyl., *Messor sanctus bouvieri* Bondr., *Pheidole pallidula* Nyl. und *Tapinoma erraticum* Latr.

6.2. Die Hochgebirgsstufe. Stufe des Rumici-Astragalion siculi

6.2.1. Lavablockhalden

Blockhalden sind in der Hochgebirgsstufe selten. Ich habe beispielsweise den Schweißschlackenkegel der Bocca untersucht, der die Lava von 1910 entflossen ist (westlich Rifugio Sapienza). Es handelt sich um einen Lockerschuttkegel ohne jede Kryptogamenvegetation. Es fanden sich nur Spinnen: *Theridion* sp., *Textrix* sp., *Drassodes* sp., *Attulus* sp., *Sitticus* sp. Sie ernähren sich von allochthonen Blattläusen.

Ein anderer ähnlicher Biotop ist der Lavastrom von 1928 beim Rifugio Citelli (1700 m). Es handelt sich um eine Gekröselava, von der man sehr leicht große, sehr poröse Schollen wegreißen kann. Hier fanden sich neben mehreren Spinnen auch Weberknechte der Gattung *Opilio*, die sich wahrscheinlich von den hier ebenfalls vorkommenden Collembolen (z. B. *Seira italica* Cass. et Delam.) ernähren.

6.2.2. Pionierbiotope. Das Rumici-Anthemidetum aetnensis

Von der Assoziation des Rumici-Anthemidetum aetnensis gibt es zwei Formen. Die stabile Form tritt von 2450 bis 2900 m auf, dort ist sie Pionier- und Klimaxvegetation zugleich. Unterhalb von 2450 m treffen wir die instabile Form an, die sich im Laufe der Zeit in das Astragaletum siculi umwandelt. Der stabilen Form sind folgende Pflanzen eigen: *Anthemis montana aetnensis* (Schow.) Fiori, *Scleranthus perennis vulcanicus* (Strobl) Beg., *Poa violacea violacea* Cif. et Giac., *Cardamine glauca pumila* O. E. Schultz, *Festuca levis* (Hack.) Richter, *Galium mollugo aetnicum* (Biv.) Fiori, *Rumex scutatus aetnensis* (J. et C. Presl) Cif. et Giac., *Hypochaeris robertia* Fiori, *Senecio squalidus aetnensis* (Jan.) Fiori, *Viola calcarata aetnensis* (Raf.) Fiori, *Saponaria sicula* Raf., *Cerastium tomentosum aetnaeum* Janka, *Poa violacea aetnensis* (Presl) Cif. et Giac. Alle diese Arten — nebst anderen — treten auch in der instabilen Form auf. Unter den Begriff der Pionierbiotope fällt noch eine Gramineengesellschaft, die hauptsächlich aus *Festuca levis* und *Poa aetnensis* besteht.

Als erstes möchte ich hier die Kraterkegelökotope behandeln. Junge Krater, wie die Monti Silvestri sind geomorphologisch sehr instabil und es kommt ihnen deswegen auch eine gewisse Eigengesetzlichkeit im biozönologischen Gebiet zu, da die allgemeine Regel „Je dichter die Vegetation, desto reicher die Fauna“ nicht gilt. Die Kegelaußenwände weisen hier einen Hangwinkel von $>30^0$ auf und sind deswegen sehr beweglich. Mit zunehmender Feinheit des Untergrundes nimmt einerseits die Besiedlung durch die Pflanzen und andererseits die Rutschgefahr zu. Die Tiere sind aber wegen der Gefahr, zerdrückt zu werden, sehr empfindlich auf Lockerschutthänge, so daß fast nur Hänge mit blockigem Untergrund bewohnt werden, obwohl sie beinahe vegetationsfrei sind: *Armadillidium decorum* BRDT, Araneidae spp., *Oxyopes* sp., *Gnaphosa tigrina* SIM. (häufig), *Lithobius* sp., *Sphingonotus coerulans* L. (überall).

Die Pionierbiotope eignen sich sehr gut dafür, zu zeigen, wie die Fauna sich stets um die Pflanzen herum gruppiert (Zentren der Besiedlung und der Aktion). Der östliche Fuß der Monti Silvestri (Photo 6) ist von der oben genannten Gramineengesellschaft bewachsen. In den Horsten von *Festuca levis* (vor allem Rhizosphäre) leben folgende Arten: *Gnaphosa tigrina* SIM., *Bothrostethus annulipes* COSTA, *Sitona callosus* GYLL., *Tetramcrium semilaeve* ANDRÉ (mehrere Nester). Das Hypolithion ist hier gemäß der Regel über das reziproke Verhältnis zwischen Hypolithion und Rhizobios viel reicher: Araneae: Erigonidae s. l., *Lepthyphantes* sp., *Alopecosa accentuata* LATR., *A. fabrilis trinacriae* LUG. et TONG., *Gnaphosa tigrina* SIM., *Nomisia exornata* C. L. KOCH, *Chalcoscirtus infimus* SIM., *Lathys puta* CAMBR.; Chilopoda: *Lithobius pusillus* LATZ.; Machilidae; Coleoptera: *Heterothops praevius* ER., *Pachychilina dejeani* BESSER, *Chrysomela viridana* KÜST.; Formicidae: *Tetramorium semilaeve* ANDRE (Nester).

Die Fauna des eigentlichen Rumici-Anthemidetum aetnensis forma instabilis zeigt eine ähnliche Zusammensetzung. Die Tiere sind alle nur in der Nähe von *Rumex aetnensis* (Photo 8) zu finden. Mit einiger Regelmäßigkeit treten auf: *Armadillidium decorum* BRDT, *Chalcoscirtus infimus* SIM., *Gnaphosa tigrina* SIM., *Sitticus* sp., *Nebria andalusiaca* RAMB., *Quedius ochropterus* ER., *Qu. tristis* GRAV., *Chrysomela viridana* KÜST.

Eine weitaus entwickeltere Gesellschaft ist die *Rumex aetnensis-Saponaria sicula*-Assoziation. *Saponaria sicula* stellt hier wie die Rasen von *Rumex aetnensis* einen weiteren, willkommenen Mikrobiotop dar, in dem den Tieren stets eine gewisse Feuchtigkeit und Nahrung geboten wird. Dem Seifenkraut eigen sind die häufigen

Raupen der Noctuide *Rhyacia lucipeta* SCHIFF. Signifikante Unterschiede in der Besiedlung von *Rumex aetnensis* und *Saponaria sicula* gibt es sonst nicht. Das Hypolithion ist im Vergleich dazu eher spärlich vertreten. Von speziellem Interesse war bloß der Fund des Endemiten *Lionychus fccarilei* BARAJON.

Erstaunlicherweise war das floristisch am schönsten ausgebildete Rumici-Anthemidetum aetnensis (Nähe Rifugio Sapienza) faunistisch sehr arm.

Entsprechend den scharfen klimatischen Bedingungen ist die stabile Form des Rumici-Anthemidetum aetnensis (Photo 7, Piano del Lago) sehr spärlich besiedelt. Die *Rumex aetnensis*-Rasen bieten nur geringen Schutz vor den schneidenden Winden. Es leben hier dauernd *Xysticus* sp., *Sitticus* sp., *Otiorrhynchus aurifer* BOH. Wir befinden uns hier an der Grenze der Gültigkeit der Begriffe Phytozönose (und Pflanzensoziologie, cf. GIACOMINI, 1965) und Zoozönose, denn die Organismen sind hier sehr weit verteilt und stehen miteinander kaum mehr in einer Beziehung.

6.2.3. Die Kugelbuschheide, das Astragaletum siculi

Die Kugelbuschheide ist die Klimax des Rumici-Anthemidetum aetnensis forma inferior. Im Übergangsgebiet der montanen zur altomontanen Stufe dringt das Astragaletum siculi in die Wälder von *Betula aetnensis* RAF. (Rifugio Citelli bis Serracozzo, südl. Crateri del 1865), *Pinus nigra laricio* (POIR.) MAIRE (Monte Conca) und *Fagus silvatica* L. (Degradation!) ein. Ich habe es mir nicht zur Aufgabe gemacht, diese Mischökosysteme zu untersuchen. Oberhalb dieser Zone liegt das eigentliche Astragaletum siculi. Man unterscheidet 2 Varianten: Die erste ist die mit *Genista aetnensis* (RAF.) DC.; sie tritt fast nur am Südhang von 1650 bis 1850 m auf. Sie unterscheidet sich faunistisch und ökologisch kaum von der zweiten Variante, der mit *Chrysanthemum vulgare siculum* FIORI, die im Gebiet von 1900 bis 2100 m gedeiht. Folgende Pflanzen geben dieser Kugelbuschheide (Photo 11) das Gepräge: *Astragalus siculus* BIV., *Berberis aetnensis* PRESL, *Juniperus communis hemisphaerica* (J. et C. PRESL) NYMAN, *Senecio squalidus aetnensis* (JAN.) FIORI, *Viola calcarata aetnensis* (RAF.) FIORI, *Festuca levis* (HACK.) RICHTER, *Galium mollugo aetnicum* (BIV.) FIORI, *Bromus tectorum* L.

Bei den Böden des Astragaletum siculi handelt es sich um Ranker oder Braunerde-Ranker. Unter den Polstern von *Astragalus siculus*, in denen eine erhöhte Feuchtigkeit (4—5% gegenüber 1—3% des freien Bodens), ein erhöhter Anteil an organischer Substanz (3—4% unter älteren Individuen gegenüber 1%) und ein

leicht erhöhter pH herrscht, ist zumindest bei älteren Exemplaren eine Polsterbraunerde gewachsen.

Astragalus siculus ist hier natürlich die beherrschende Art. Unter ihren, dem Boden anliegenden Zweigen (cf. 5.2.), lebt eine reiche Fauna, die sich hauptsächlich aus folgenden Gliedern zusammensetzt (h = häufig): Araneae: *Zodarion neapolitanum* Den., *Lepthyphantes* sp. (h), *Alopecosa accentuata* Latr. (h), *A. fabrilis trinacriae* L. & T. (h), *Drassodes* sp. (h), Philodromidae spp.; Diplopoda: *Brachyiulus stuxbergi* Berl., *Cylindroiulus aetnensis* Verh. (h); Heteroptera: *Bothrostethus annulipes* Costa (h), *Alydus c. calcaratus* L. (h); Coleoptera: *Calathus ambiguus* Payk., *Harpalus anxius* Duft., *Lionychus focarilei* Bar. (h), *Metabletus truncatellus* L., *Tachyporus hypnorum* L., *Coccinella septempunctata* L. (h), *Pachychila dejeani* Besser (h), Tenebrionidae larvae (h); Formicidae: Nester von *Leptothorax unifasciata* Latr., *Myrmica sabuleti* Mein., *Tetramorium semilaeve* Andre (h), *Formica cunicularia* Latr., *Lasius alienus* Först.

Eine typische Zusammensetzung zeigt auch die Faunula, die auf und zwischen den Zweigen des *Astragalus siculus* lebt. Neben den beiden *Alopecosa*-Arten finden sich: *Platycleis intermedia* Serv., *Chorthippus biguttulus* L., *Ch. vagans* Eversm., *Camponotidea saundersi* Pt., *Lygaeus equestris sicilianus* Wagn., *Melanocoryphus albomaculatus* Costa, *Alydus calcaratus calcaratus* L. Die charakteristische Form für diese Synusie ist *Platycleis intermedia*.

Das Epedaphon erhält sein Gepräge durch die massenhaft vorkommende *Pachychilina dejeani* Besser. Im Herbst sind häufig *Geotrupes intermedius* Costa, Orthopteren (*Sphingonotus coerulans* L., *Chorthippus* spp.), die herrliche *Eresus niger* Petagna und die Tenebrioniden *Pimelia sardoa* Sol. und *Blaps gibba* Sol.

Im Hypolithion finden sich alle Arten, die wir bereits unter Kugelbüschen angetroffen haben. Dazu tritt aber noch ein Dutzend Arten dazu, besonders aus den Gruppen Araneae, Chilopoda, Carabidae, Staphylinidae. Die Ameisen bleiben dieselben.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß das Astragaletum siculi forma altomontana inferior durch folgende Arten charakterisiert wird: *Alopecosa fabrilis trinacriae* Lug. & Tong., *A. accentuata* Latr., *Gnaphosa tigrina* Sim., *Haplodrassus* n. sp., *Lithobius* n. sp., *Cylindroiulus aetnensis* Verh., *Platycleis intermedia* Serv., *Lionychus focarilei* Bar., *Pachychilina dejeani* Besser, *Leptothorax unifasciata* Latr., *Myrmica sabuleti* Mein., *Formica cunicularia* Latr., *Lasius alienus* Först.

Beim Aufsteigen im Gebirge geht die Artenfülle natürlich stark zurück, so daß wir im Astragaletum siculi forma altomontana

superior (2400—2500 m, Photo 12) nur noch wenige Arten antreffen: *Alopecosa accentuata* Latr., *Xysticus* sp., *Corizus h. hyoscyami* L., *Stictopleurus* sp., *Dolycoris baccarum* L. (eingeflogen), *Pachychilina dejeani* Besser.

6.2.4. Die Schneerandfauna

Es ist möglich, am Ätna im Mai auf 2100 m Höhe noch Schneefelder anzutreffen. Sie liegen an geschützten Stellen, wie etwa in der Nähe ehemaliger Krater. An ihren Rändern findet sich eine bemerkenswerte Fauna: Erigonidae, *Lepthyphantes* sp., *Pardosa proxima* C. L. Koch, *Lithobius pusillus* Latz., *Forficula auricularia* L., *Bembidion bugnioni* Dan., *Leistus fulvibarbis* Dej., *Nebria andalusiaca* Ramb., *Trechus* sp., *Neobisnius* sp., *Lagria hirta* L., *Otiorrhynchus aurifer* Boh. Sehr charakteristisch für Schneeränder und Gewässerufer sind die Genera *Bembidion*, *Nebria* und *Trechus* (Kühnelt, 1968; Würmli, 1972). Diese Tiere müssen hier die Fähigkeit besitzen, die Trockenheit, die nach dem Abschmelzen folgt, überdauern zu können (als Ei oder Larve?).

Nach der Schneeschmelze findet sich auf dem Gebiet der ehemaligen Schneefelder bald eine normale Hochgebirgsfauna ein. Schon im frühen Sommer sind die letzten Glieder der Schneerandfauna verschwunden, um im nächsten Frühjahr periodisch wieder zu erscheinen.

7. Biozönologische Kartographie. Zur Äquivalenz landschaftsökologischer, pflanzensoziologischer und biozönologischer Begriffe

Die Karte der Abb. 11 möchte eine Vorstellung davon erwecken, wie in natura der Mosaikkomplex eines Gebiets, das ungefähr 10 Ar umfaßt, beschaffen ist. Der granulometrische und damit auch der zoologische Unterschied zwischen den Lavablockhalden und den Brocken- und Schollenlaven ist oft fließend. Von einer Blockgröße von 20 cm Durchmesser an tritt *Holocnemus pluchei* Scop. auf. Die einzelnen Gesellschaften sind sonst — wenn wir von extrem vagilen Tieren wie den Salticiden und dem Atmobios im allgemeinen absehen — scharf voneinander abgegrenzt, ja isoliert. Dies rechtfertigt und erleichtert eine kartographische Darstellung (man vergleiche dazu etwa die Karten von Schmölzer, 1953, 1962).

Die Definition, die Troll (1968) von der Landschaftsökologie gegeben hat („Sie ist das Studium des gesamten, in einem bestimm-

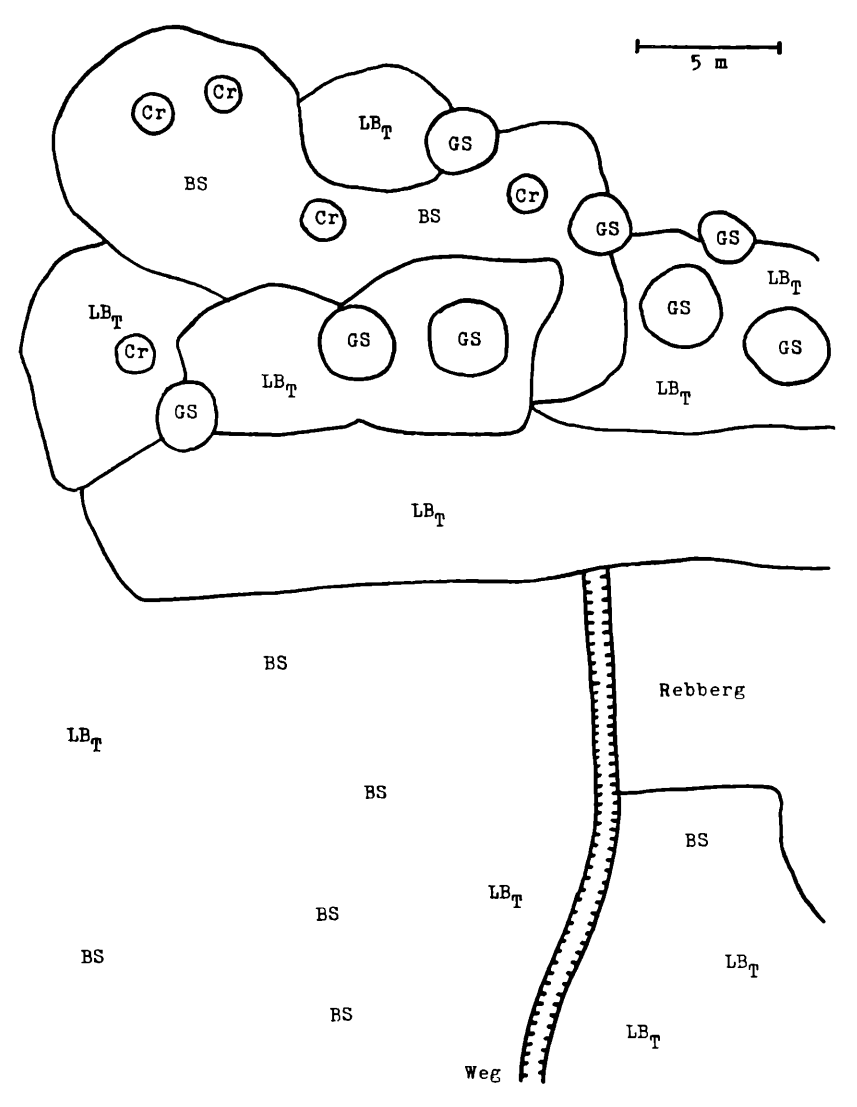


Abb. 11. Die mosaikartige Anordnung der Ökosysteme in einem kleinen Teil des Arbeitsgebietes nördlich von Nicolosi. Abkürzungen siehe Abb. 12.

ten Landschaftsausschnitt herrschenden komplexen Wirkungsgefüges zwischen den Lebensgemeinschaften [Biozönosen] und ihren

Umweltbedingungen. Dies äußert sich in einem bestimmten Verbreitungsmuster [landscape pattern] oder in einer naturräumlichen Gliederung verschiedener Größenordnung", p. 17), deckt sich weitgehend mit der Definition der Biogeozönologie (SUKACHEV & DYLIS, 1964). Der Begriff des Physiotops und Ökotops — in welcher Fassung auch immer — hat stets einen topographischen Inhalt. In den Erläuterungen zur Definition der „association" (FLAHAULT & SCHRÖTER, 1910, p. 25) steht deutlich geschrieben, und dies gilt in gleichem Maße für das ganze Ökosystem, daß die Assoziation keine (a priori —) topographische Einheit darstellt. Dementsprechend fehlt in Sukzessions- und Mosaikkomplexen, wie hier am Ätna, eine Äquivalenz zwischen den landschaftsökologischen und den phytologischen und synökologischen Einheiten. Die Mannigfaltigkeit des Pflanzenteppichs und der Tierwelt entspricht auf der einen Seite keineswegs der großen Fülle geomorphologischer Strukturen der *Hochgebirgsstufe*, auf der anderen Seite kann ein (für den Landschaftsökologen zumeist homogener) *Lavastromphysiotop* gut ein Mosaik aus drei deutlich und scharf unterscheidbaren Ökosystemen darstellen. In der Hochgebirgsstufe sind die meteorologischen Faktoren so extrem (kontinental), daß die geomorphologischen Unterschiede in der Landschaft bei dem überdies beschränkten Potential an Organismen, die hier noch leben können, kaum ins Gewicht fallen (THIENEMANNsches Gesetz der Umweltfaktoren). In den tieferen Lagen ist das Mikro- und Nano-Relief von größter Bedeutung, da es die (hier andersgeartete) Strenge der Klimafaktoren etwas mildern kann. Kurz, die Brille des Landschaftsökologen ist zu grob für die Feinheiten der Synökologie.

Anders liegen die Dinge bei großräumigen, *reifen* Ökosystemen. Hier konnte ich oft (besonders anläßlich der „Ökologischen Untersuchungen im Unterengadin") eine *Äquivalenz* der Begriffe Physiotop oder Ökotop, Assoziation (nicht aber Subassoziation!) und Ökosystem konstatieren. Von der Betrachtung sind hier aber ausgeschlossen solche Unstetigkeitsstellen wie Felsbrocken und Holzplätze, deren Einreihung in ein hierarchisches System der Struktureinheiten nicht möglich ist. Unter „*Äquivalenz*" verstehe ich hier sowohl eine topographische Übereinstimmung als auch eine umkehrbar eindeutige Zuordnung von Landschaftsausschnitten, Pflanzengesellschaften und Ökosystemen innerhalb eines geologisch wie historisch zoo- und phytogeographisch einheitlichen Gebietes (einem „Synökosystem" nach BRAUN-BLANQUET).

Ich möchte betonen, daß zwischen den ätnensischen Pflanzen- und Tiergesellschaften der Hochgebirgsstufe eine strenge Äquivalenz und Korrelation besteht. Die Vegetationskarte von POLI

(1965) ist folglich zugleich eine Karte der vorhandenen Tiergesellschaften, während die Karten der Ökotope und Physiotope von WERNER (1968) in dieser Hinsicht unbrauchbar sind.

Während also eine Äquivalenz der tierischen und pflanzlichen Gesellschaften gegeben ist, muß eine Klassifikation (nach Verwandtschaft) von Zoozönosen und Phytozönosen keineswegs zu gleichen Ergebnissen gelangen. Dies liegt daran, daß die pflanzensoziologische Systematik von BRAUN-BLANQUET und TÜXEN weitgehend auf floristischen Prinzipien beruht. Sie ist oder kann künstlich sein, weil sie synökologische, funktionelle Zusammenhänge auf zumeist autökologischer Basis („. . die räumliche Anordnung der Vegetation nach ihren ökologischen Voraussetzungen wird verlassen", TROLL, 1968, p. 18) zu klassifizieren sucht. Dies liegt auch teilweise daran, daß die Pflanzensoziologen nie haben richtig erkennen wollen, welche lebenswichtige Rolle für die Entwicklung und Erhaltung von Pflanzengesellschaften den Tieren zukommt.

Im übrigen möchte ich mich, was den Fragenkomplex der Übereinstimmung von Pflanzen- und Tiergesellschaften anbelangt, mit den Schlußfolgerungen von KÜHNELT (1943 b) und HEYDEMANN (1956) einer Meinung erklären.

Es sei mir in diesem weiteren Zusammenhang noch erlaubt, eine landschaftsökologische Einheit, die Dágala (<dagala, arab.: Tal; = hawaii. kipuka, cf. FOSBERG 1967) zu erwähnen. Die Dágala ist eine von einem neueren Lavastrom umflossene Insel älteren Lavaterrains. Sie stellt eine Analogie zu den Nunatakkern dar, besitzt aber selbstverständlich ihre zoogeographische Bedeutung nicht. Sie ist auffallend gut von Pflanzen besiedelt. Dies wird seinen Grund darin haben, daß der umfließende Lavastrom die Vegetation in Brand steckt und es dadurch zu einer günstigen Anreicherung von Stickstoffverbindungen im Boden kommt.

8. Die Gruppen der Pioniere

8.1. Zur Physiologie der Pioniere

Die hohe Luft- wie Bodentemperatur, die starke Insolation, das erhebliche Sättigungsdefizit, die oft starken, austrocknenden Winde, die wüstenähnlichen makro- wie mikroklimatischen Bedingungen machen den Wasserhaushalt zum wichtigsten Faktor in der Physiologie der ätnensischen Pioniere. In engstem Zusammenhang damit steht natürlich auch das thermische Verhalten der Tiere.

Den Wasserhaushalt beeinflussen die folgenden Faktoren und Tätigkeiten:

1. Ein *Gewinn* an Wasser entsteht durch

1.1. Orale Aufnahme: Bei den Bodentieren, auf die ich mich bei diesen Ausführungen beschränken möchte, ist diese Art des Wassergewinns wohl kaum möglich. Bei atmobiotischen Tieren hingegen ist sie durchaus denkbar (cf. Guttation, Tau?).

1.2. Wasseraufnahme mit der Nahrung: Diese Möglichkeit ist mit der folgenden

1.3. Metabolisch erzeugtes Wasser, die wichtigste Art der Wasserzufuhr. Man darf aber in der Karnivorie der Pioniere keinen Vorteil für den Wasserhaushalt sehen. Die Oxidation von Fett liefert zwar mehr Wasser als die von Kohlehydraten. Der O_2-Aufwand ist jedoch um so viel größer, daß die Menge des durch die Atmung verlorenen Wassers größer ist als die des metabolisch erzeugten (Schmidt-Nielsen, 1964).

1.4. Aufnahme von Wasserdampf durch das Tegument: Diese Aufnahme von Wasser kennen fast nur diejenigen Tiere, die keinen kutikulären Verdunstungsschutz haben. Diese Art des Wassergewinns fällt für den Ätna beinahe außer Betracht, da dazu meist eine wasserdampfgesättigte oder zumindest wasserdampfreiche Atmosphäre vonnöten ist, selbst für die Isopoda (Spencer & Edney, 1954).

2. Wasser*verlust* kann auftreten durch

2.1. Exkretion und Sekretion: Darunter fallen die Kotabgabe, die Sekretion von Speichel und Gift. Diese Verluste treten im Vergleich zum folgenden ganz in den Hintergrund.

2.2. Transpiration: Ideal für echte Pioniere ist eine geringe Rate kutikulärer Transpiration, möglichst hohe Temperaturen, bei denen die Öffnung der Stigmata erfolgt und bei der sich die kutikuläre Transpiration wegen der Veränderung der Wachsschicht (kritische Temperatur des Teguments) stark erhöht. Auch die Fähigkeit, möglichst viel Wasser verlieren zu können, ist sehr günstig. Wir wissen, daß die Wüstenameisen im Vergleich zu ihren südeuropäischen Verwandten eine Adaptation ihres Teguments aufweisen, die diese Forderungen zum Teil erfüllen (cf. *Acantholepis frauenfeldi* Mayr, Délye, 1969; aber auch Scorpiones und Olpiidae). Nur ein kleiner Teil der Pioniere gehört aber zur 1. Gruppe von Kühnelt (1938) (± vollständiger Transpirationsschutz). Die Fähigkeit, Pionier zu sein, hängt von einer gewissen Hitzeresistenz und vor allem der Möglichkeit ab, sich Wasser in der benötigten Menge beschaffen zu können. Nicht umsonst sind die Acrididen typische Wüstenbewohner, obwohl gerade sie der Gruppe ohne Transpirationsschutz angehören. Innerhalb des Schichtenaufbaus

der Zoozönose läßt sich auch eine Verteilung der Transpirationstypen erkennen: Im Edaphon (gilt für den Ätna) leben Arten der Gruppe 3 (von KÜHNELT, 1938), im Epedaphon der Gruppe 1 oder 3 und im Atmobios meist Gruppe 3.

8.2. Isopoda

Gefunden: 8 Arten aus den Familien Porcellionidae und Armadillidiidae.

Abgesehen vielleicht von *Armadillidium decorum* BRDT, die in den Ginsterbüschen und den Pionierbiotopen der Hochgebirgsstufe häufiger auftritt, kommt den Isopoden hier keine große Bedeutung zu. Die Atmungsorgane der Porcellionidae und Armadillidiidae (hier 6 Arten der Gattung *Armadillidium*) sind sehr gut an das Landleben angepaßt (Pseudotracheae in den Pleopoden-Exopoditen). Die Tiere sind in der Tat sehr widerstandsfähig gegen Wasserverlust (EDNEY, 1957). Die Asseln sind in ihrer Verbreitung am Ätna streng auf Pflanzen angewiesen; sie treten stets nur in ihrer allernächsten Nähe auf.

8.3. Scorpiones, Pseudoscorpiones

Ein großer Unterschied zur Fauna des Vesuvs besteht darin, daß dort Skorpione (*Euscorpius flavicaudis flavicaudis* DE GEER) sehr gemein sind. Nach di CAPORIACCO (1950) scheint mein einziger Fund von *Euscorpius carpathicus sicanus* C. L. KOCH die bisher erste Meldung eines Skorpions für den Ätna zu sein. Ganz allgemein gesehen hat der Vesuv recht wenig mit dem Ätna gemeinsam. Gründe dafür anzugeben ist mir zur Zeit unmöglich.

Die Skorpione passen ihrer Physiologie nach gut in vulkanische Pionierbiotope. Die kritische Temperatur ihres Teguments liegt nach CLOUDSLEY-THOMPSON (1956) bei etwa 65°.

Auch *Olpium olivieri* SIM., der in tieferen Lagen recht häufig ist, gehört wohl zu den Arten mit vollständigem Transpirationsschutz: Nach BEIER (1963) sind die Olpiiden ausgesprochen xerothermophil und kommen besonders in Wüsten vor. Die lokal ziemlich hohe Abundanz der Pseudoskorpione, die man besonders in den Höhlungen poröser Schlacken finden kann, erinnert an das Lithoklasion, dessen reiche Pseudoskorpionfauna ORGHIDAN & DUMITRESCU (1964) und DUMITRESCU & ORGHIDAN (1966) untersucht haben.

8. 4. Araneae

Gefunden: Ungefähr 90 Arten aus 22 Familien.

In den ersten Stadien der Bodenbildung sind Spinnen überall die beherrschende Gruppe. Die Salticiden (hier 18 Arten) sind für

das Epedaphon nackter Stellen charakteristisch. Es ist dabei offensichtlich von keiner Regelhaftigkeit, welche Art sich wo findet. Als weitere Charakterarten und Leitformen möchte ich nennen:

Scytodes thoracica LATR., *Zodarion elegans* SIM., *Heliophanus* n. sp. für die Ökosysteme der tieferen Lagen, *Alopecosa accentuata* LATR., *A. fabrilis trinacriae* LUG. & TONG., *Gnaphosa tigrina* SIM. für die Hochgebirgsstufe.

Von einer gewissen Bedeutung für den Nahrungskreislauf scheinen die häufigen Zodariiden zu sein. Sie sind die einzigen Feinde der Ameisen. Es fallen ihnen besonders *Tetramorium semilaeve* ANDRE und *Tapinoma erraticum* LATR. zum Opfer.

Ausgesprochene Aspektfolgen kann man bei den Spinnen nicht beobachten, wenn man davon absieht, daß alle Spinnen im Herbst viel seltener sind oder teilweise ganz fehlen. *Eresus niger* PETAGNA trat nur im Herbst auf.

Über den Wasserhaushalt der Spinnen sind wir schlecht unterrichtet. Die bisher umfassendste Arbeit stammt von NEMENZ (1954). Die Salticiden sind darin wegen ihrer Kleinheit jedoch nicht berücksichtigt. Wir wissen leider noch nichts über den Wasserhaushalt dieser äußerst trockenheitsliebenden Tiere. Eine Wachsschicht, die die kutikuläre Transpiration hemmt, ist DAVIES & EDNEY (1952) und NEMENZ (1955) zufolge bei den Spinnen vorhanden.

8.5. Opiliones

Gefunden: 11 Arten aus der Familie Phalangiidae.

Dasylobus cavipalpis GRUBER ist in den tieferen Lagen ein relativ häufiges Tier. Doch spielen die Weberknechte im Haushalt praktisch keine Rolle. Das gleiche stellte auch JANETSCHEK (1949) fest. Die Fauna des Ätna unterscheidet sich nicht von der Kankerfauna der umliegenden, nichtvulkanischen Gebiete (cf. MARCELLINO, 1970).

8.6. Acari

Den Milben habe ich mich nur nebenbei gewidmet. Auf die besonderen Schwierigkeiten, die sich mit dem Berlesetrichter ergaben, habe ich schon hingewiesen.

Die auffallendsten Milben sind die roten Samtmilben (Trombidiformes, Anystidae: *Anystis*, *Erythracarus*; Bdellidae: *Cyta*; Caeculidae: *Caeculus*; Erythraeidae: *Balaustium*, *Erythraeus*; Smarididae: *Smaris*; Trombidiidae: *Eutrombidium*). Sie sind überall gemein und zeichnen sich dadurch aus, daß sie reißend schnell über die Lavabrocken laufen und dabei oft die Laufrichtung ändern. Sie lassen sich immer nur für wenige Sekunden blicken. Die Trombidiformes scheinen charakteristische Bewohner heißer Böden zu

sein (cf. KÜHNELT, 1950). Ich habe sie auch bei Untersuchungen über die Bodenfauna inneralpiner Trockentäler (Festuco-Pulsatilletum halleri) häufig angetroffen.

8.7. Myriapoda

Gefunden: 10 Arten Chilopoda, 8 Arten Diplopoda.

Die Fauna des Ätna ist sehr arm an Chilopoden, was aber nicht besonders verwundert, da die Chilopoden keine Wachsschicht besitzen sollen, die die kutikuläre Transpiration hemmt (CLOUDSLEY-THOMPSON, 1954, 1956; siehe aber NEMENZ, 1955). Andererseits sind die Tiere auch vom zoogeographischen Standpunkt aus keine guten Kolonisatoren (cf. SIMBERLOFF & WILSON, 1969), da auch eine Verbreitung durch den Wind kaum vorkommt.

Bei den Diplopoden fällt hier das Phänomen der Periodomorphose auf, das schon VERHOEFF (1910) und STRASSER (1959, 1965) in diesem Gebiet untersucht haben. Von den Arten *Brachyiulus stuxbergi* BERL., *Cylindroiulus aetnensis* VERH., *Pachyiulus humicolus* VERH. und *Ommatoiulus oxypygus* BRDT. habe ich Schaltmännchen gefunden. Fast ein Fünftel aller *Ommatoiulus*-Arten weist Schaltmännchen auf (SAHLI, 1968). Reifemännchen treten nur in den Wintermonaten und im Vorfrühling auf, nachher häuten und verstecken sie sich, so daß ihre Häufigkeit selbst im Herbst weniger als 1% beträgt. Die strenge jahreszeitliche Bindung des Auftretens und der Periodomorphose scheint mit der Trocken- und Dürrezeit in ursächlichem Zusammenhang zu stehen (cf. VERHOEFF, 1910), denn am Ätna, wo vergleichsweise härtere klimatische Bedingungen herrschen, tritt auch die Periodomorphose viel deutlicher als im restlichen Süditalien in Erscheinung.

Wie schon VERHOEFF (1937) feststellt, ist die allgemeine Behauptung, daß den Diplopoden kein jahreszeitlich gebundener Wechsel des Auftretens zukommt, sicher falsch. Wahrscheinlich bilden sich mit zunehmender Intensität der Sommerdürre eine immer deutlicher werdende Differenzierung der Erscheinungszeiten aus. Dies ist deutlich bei *Brachyiulus stuxbergi* und besonders bei *Ommatoiulus oxypygus*, der im Herbst in unglaublichen Mengen auftritt und eine expansive Phase hat. Ähnliche Massenvorkommen und Wanderungen sind schon lange von verschiedenen anderen Diplopoden bekannt (CLOUDSLEY-THOMPSON, 1949), zum Beispiel vom verwandten *Ommatoiulus sabulosus* L.

Den Diplopoden kommt die größte bodenbildende Wirkung zu. Ihre Fäces werden aber kaum weiter abgebaut, da eben Mikroarthropoden weitgehend fehlen. Auch wird Diplopodenlosung am langsamsten abgebaut (SCHALLER, 1948).

Symphylen treten im Herbst in der Gattung *Scutigerella* vereinzelt auf.

8.8. Apterygota

Unter den Thysanuren sind Machiliden (*Dilta*, *Machilis*) nicht selten. Der Fund von *Lepisma saccharina* L. zeigt, daß auch Tiere überleben können, die keine höheren Temperaturen ertragen.

Campodea (Diplura) kann man in der Rhizosphäre, unter Steinen im Lavasand und im Edaphon des Ginestra-Ökosystems, finden.

Die Collembolen sind zwar nicht gemein, aber doch häufiger als die Oribatiden. Wir wissen schon lange, daß sich die Häufigkeiten der Collembolen und Milben umgekehrt proportional verhalten und daß mit zunehmender Klimaxnähe der Gesellschaft die Abundanzen der Acari zu-, die der Collembolen abnehmen (JANETSCHEK, 1949; MANI, 1968). Die Collembolen sind in ihrer ökologischen Verbreitung streng an die Pflanzen gebunden und finden sich am häufigsten in der Rhizosphäre.

8.9. Orthopteroidea

Gefundene Arten: Blattariae 3, Saltatoria ca. 12, Dermaptera 2, Isoptera 1.

Sphingonotus coerulans L. gehört zu den häufigsten Arten des Untersuchungsgebietes. Dennoch ist seine pedogenetische Aktivität gering, da das sehr vagile Tier seine Fäces nicht an bestimmten Orten anhäuft und sie somit dem weiteren Kreislauf entzieht. Die Schaben (hier *Polyphaga aegyptiaca* L., *Ectobius* n. sp., *Loboptera decipiens* GERM.) sind nach den Diplopoden sicher die wichtigsten Makrohumiphagen. Von *Ectobius* sind bisher schon mehrere endemische Arten des Ätna bekanntgeworden.

BACCETTI (1959) hat die bisher einzige zusammenfassende Arbeit über die Orthopteroidea des Ätna publiziert.

8.10. Hemiptera

Gefunden: ca. 35 Arten aus 14 Familien.

Die Bedeutung der Hemiptera Heteroptera in den Ökosystemen ist hier schwer einzuschätzen. Die meisten Arten gehören dem Atmobios an. Keine ist hier als ein Standortsindikator anzusehen. Eine solche Bedeutung scheint nur in reifen Biozönosen in Erscheinung zu treten (MARCHAND, 1963). Mit der atmobiotischen Lebensweise der Wanzen ist eng ihr Wasserhaushalt verknüpft: Sie gehören nach KÜHNELT (1939) meist zu den Arten ohne Transpirationsschutz.

Von größter Bedeutung sind die Homoptera. *Psylla* sp., *Floria spectabilis* FLOR und die Aphidina stehen im Zentrum des Nahrungskreislaufes im Ginsterökosystem.

8.11. Coleoptera

Gefunden: ca. 120 Arten aus 29 Familien.

Die Carabiden (hier 19 Arten, davon 5 Arten nur auf alten Laven) sind typische Vertreter des Epedaphons im weiteren Sinne. Am Ätna sind sie spärlich anzutreffen und anscheinend ähnlich zufällig wie die Salticiden verteilt. Dies wird größtenteils an den edaphischen Bedingungen liegen: Fehlende Feuchtigkeit und zu grober Untergrund. An Schneefeldrändern ist die Carabidenfaunula jedenfalls reich, finden sich doch 4 Arten (≙ 35%). *Lionychus focarilei* BAR. ist der Arthropode, der am Ätna in autochthonen (?) Kolonien am höchsten steigt. Nach BARAJON (1964), dem Beschreiber, kommt er nur von 3000 bis 3200 m Höhe vor allem in trockenen Schmelzwasserrinnen vor (*Lionychus* sind ripikol). Ich selber konnte das Tier nur im Rumici-Anthemidetum aetnensis forma instabilis und vor allem im Astragaletum siculi finden. *Metabletus fuscomaculatus* MOTSCH. ist eine Charakterart der Ginster-Ökosystems.

Coccinella septempunctata L. ist im Larven- wie Adultstadium gewiß der häufigste Käfer des Gebietes (cf. 9.1.). Er nimmt durch seinen Verzehr von Blattläusen und Psylliden eine hervorragende Stellung im Haushalt ein.

Den atmobiotischen Käfern kommt ebensowenig wie den Wanzen irgendein Indikatorwert zu. Die meisten Bodenkäfer zählen ihrem Wasserhaushalt nach zu jenen Arten, die einen unvollkommenen Verdunstungsschutz aufweisen (cf. SCHMIDT, 1954, KROGERUS, 1948, BERGOLD, 1934).

8.12. Neuropteroidea

Rhaphidia sp. und *Chrysopa* sp. treten wie das Marienkäferchen als Vertilger der Aphidina und Psylliden in Erscheinung.

Im Lavagebiet fällt die stellenweise oft sehr hohe Zahl fliegender *Vanessa cardui* L., *V. atalanta* L., *Aglais urticae* L. und *Macroglossa stellatarum* L. auf. Alle sind typische Wanderfalter. Die Raupen von *Luffia* sp. (Psychidae) sind charakteristisch für die Lavablockhalden, die von *Rhyacia lucipeta* SCHIFF. (Noctuidae) für die Rasen von *Saponaria sicula* RAF. Die Raupen besitzen keinen Verdunstungsschutz. Ihre saftige Nahrung gestattet ihnen das Überleben auch im Hochsommer.

8.13. Ameisen, Formicidae

In der Abb. 12 ist die Präsenz der einzelnen Ameisenarten in den verschiedenen Ökosystemen angegeben. Die Zahlen beziehen sich, soweit nicht anders (durch E und G) angegeben, auf Nester.

Um das Vorkommen, die Frequenz und Abundanz einzelner Ameisenarten in verschiedenen Ökosystemen zu erfassen, ist — wie BARONI URBANI (1968) betont — die einzelne Kolonie sicher die beste Einheit. Wegen der extremen Mosaikstruktur ätnensischer Gesellschaften war aber nicht nur die exakte Methode von LÉVIEUX (1966) (Nestdichte pro 16 m^2) undurchführbar, sondern es ist auch ungerechtfertigt und irreführend, Einzelexemplare unberücksichtigt zu lassen. Das Ginster-Ökosystem ist etwa sehr arm an Ameisennestern. Sehr zahlreich sind aber die (isolierten) Individuen von *Cremastogaster scutellaris* und *Camponotus lateralis*, die sich sehr ähnlich sehen und die auch die gleichen Wege benützen (cf. BARONI-URBANI, 1969). Es ist mir nie gelungen, ein Nest dieser beiden Arten zu finden. Es dürfte als ausgeschlossen gelten, daß *Cremastogaster scutellaris* in den Wurzeln der Ginster miniert. Wahrscheinlicher sind tiefe Nester in Wurzelnähe, wie wir sie von *Cremastogaster aegyptiacus* kennen (DÉLYE, 1969).

Die Mosaikstruktur und die damit verbundene Vagilität in verschiedenen Ökosystemen zusammen mit der relativ geringen Anzahl von Nestern (ca. 350) machten eine weitergehende statistische Analyse der Homogenität in der Verteilung, Korrelation und Koexistenz nicht möglich oder nicht sinnvoll. Man darf bei solchen Analysen auch nie vergessen, daß bloß die Nestbestandesdichte in Betracht gezogen wird, und daß man keineswegs direkte Rückschlüsse über die ökologisch wichtigere Aktivitätsdichte, Biomasse oder gar produktionsbiologische Bedeutung ziehen darf.

Die Ameisenfaunula des Ätna zeigt eine reiche Artenpalette, die von hygrophilen Formen bis zu Wüstentieren reicht. Zu diesen zählt etwa *Acantholepis frauenfeldi*, die vom dauernd vorhandenen Wasser unabhängig ist und die DÉLYE (1969) unter die 6 häufigsten Ameisen der Sahara rechnet. Hygrophil, und abends und nachts aktiv sind *Myrmica sabuleti*, *Formica cunicularia* und *Lasius alienus* und *L. flavus*.

Die Hochgebirgsstufe ist wesentlich spärlicher als die tieferen Lagen besiedelt, obwohl sie um einiges feuchter sind. Ihre Armut wird mit der langen Schneebedeckung und der großen winterlichen Kälte zusammenhängen, die vielen mediterranen Arten nicht zusagen.

	LB_T	BS	LS	GS	AL	LB_H	PB	AS	SF	%
Myrmicinae										
Aphaenogaster semipolita NYL.		35.E	70	15.E	65					9
Cremastogaster laestrygon EM.		15.E	70	15.E	65					7
— scutellaris OL.				50.E						0,5
Diplorhoptrum fugax LATRV.				15.E						—
Leptothorax n. niger FOR.		65	30	30	35				50.E	7
— rottenbergii EM.			15	15	65					2
— unifasciata LATRV.				50				30		3
Messor sanctus bouvieri BONDR.			30	15.E	65					6
Myrmica sabuleti MEIN.								55	50.E	3
Pheidole p. pallidula NYL.		50	55	15.E	65					8
Tetramorium caespitum L.					30		15			1
— semilaeve ANDRÉ		85	55	40.E	65		30	55	50	17
— (Lobomyrmex) sp.							15.G	15	100.G	0,5
Dolichoderinae										
Tapinoma erraticum LATR.		15	30	40	100					4
Formicinae										
Acantholepis frauenfeldi MAYR.	20		85		35.E					3
Camponotus lateralis OL.			15.E	60						—
— nylanderi EM.		33.E	70	50	65					8
— vagus SCOP.								15.E		—
Formica cunicularia LATR.		17.E			35			30		3
Lasius alienus FOERST.							15	15	50	2
— flavus L.					35					2
Plagiolepis pygmaea LATR.		65	55	40	100					14

Abb. 12. Präsenz (in groben Prozentzahlen) der Ameisen in den verschiedenen Ökosystemen. Es bedeuten: LB_T = Lavablockhalden der tieferen Lagen, BS = Brocken- und Schollenlaven, LS = Lavasandhangphysiotope, GS = Ginsterökosystem, LA = Alte Laven, LB_H = Lavablockhalden Hochgebirgsstufe, PB = Pionierbiotope, Rumici-Anthemidetum aetnensis, AS = Astragaletum siculi, SF = Schneefeldränder, % = Gesamtfrequenz in ganzen Untersuchungsgebiet, nur auf Nester

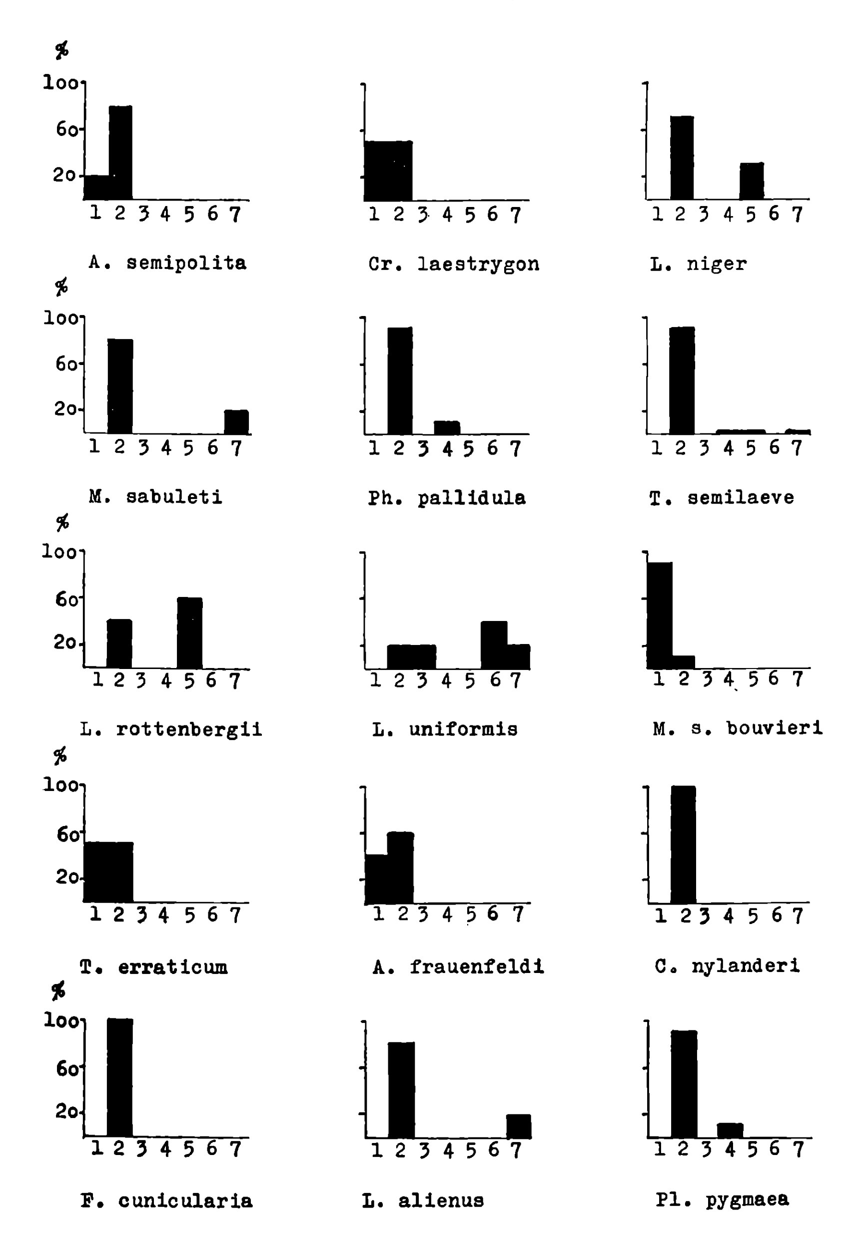


Abb. 13. Präferenzen der Ameisen für die verschiedenen Nesttypen (siehe Text).

Wie die folgende Tabelle ausweist, sind die Pionierbiotope (BS und PB) sehr spärlich von Nestern besiedelt:

Tabelle: Verteilung der Nester auf die Ökosystemklassen
(Abkürzungen siehe Abb. 12)

BS	5%	AL	38%
LS	28%	PB	2%
GS	7%	AS	20%

Die hohen Unterschiede in der Besiedlungsintensität werden ganz auf das Konto der Granulometrie gehen. Die in der Tabelle angegebenen Werte hängen direkt von der jeweiligen Sammelzeit ab: Die Prozentzahl der AL wird noch etwas höher liegen; sonst habe ich darauf geachtet, die anderen Gesellschaften (zeitlich) gleichmäßig zu erfassen.

Am Ätna lassen sich folgende Nesttypen unterscheiden, die aber nicht fundamental voneinander verschieden, sondern durch viele Übergänge untereinander verbunden sind und die vielleicht nur durch die Anwendung von wenigen Konstruktionstypen auf verschiedene Substrate entstehen:

1. Erdnest mit freiem, ungeschütztem, oft von einem Wall umgebenen Nesteingang.

2. Nester unter Steinen. Im Ginster-Ökosystem ist es nicht möglich, diesen Typ vom vorigen und vom minierten Moosnest zu unterscheiden.

3. Nester, die in den Höhlen der porösen Lava (ehemalige größere Gasblasen, Durchmesser bis 1 cm) liegen. Dieser Typ entspricht in Gebieten anderen geologischen Untergrunds den Nestern in Steinspalten und Ritzen.

4. Nester, die sich ganz in der Rhizosphäre von Pflanzen mit horstförmigem Wurzelwerk befinden. Die Nester sind klein und bestehen nur aus wenigen Kammern.

5. In trockene Moospolster minierte, winzige Nester. Diese Form hat schon Stäger (1942) von den Alpen beschrieben.

6. Nester in hohlen Stengeln von *Genista aetnensis* und *Spartium junceum*. Die Nester können sich über mehrere Internodien erstrecken: Die Nodien werden durchbissen.

7. An Pflanzen angelehnte, ± oberirdische Nester. Darunter fallen Nester in Grashorsten, *Rumex*-Rasen und besonders unter den Zweigen von *Astragalus siculus*.

Die Abb. 13 zeigt die ungefähre Präferenz der einzelnen Arten für die verschiedenen Nesttypen, Abb. 14 die ungefähre Verteilung der Nesttypen (ungeachtet ihrer Artzugehörigkeit) auf die verschiedenen Ökosystemtypen. Man erkennt deutlich, daß in den

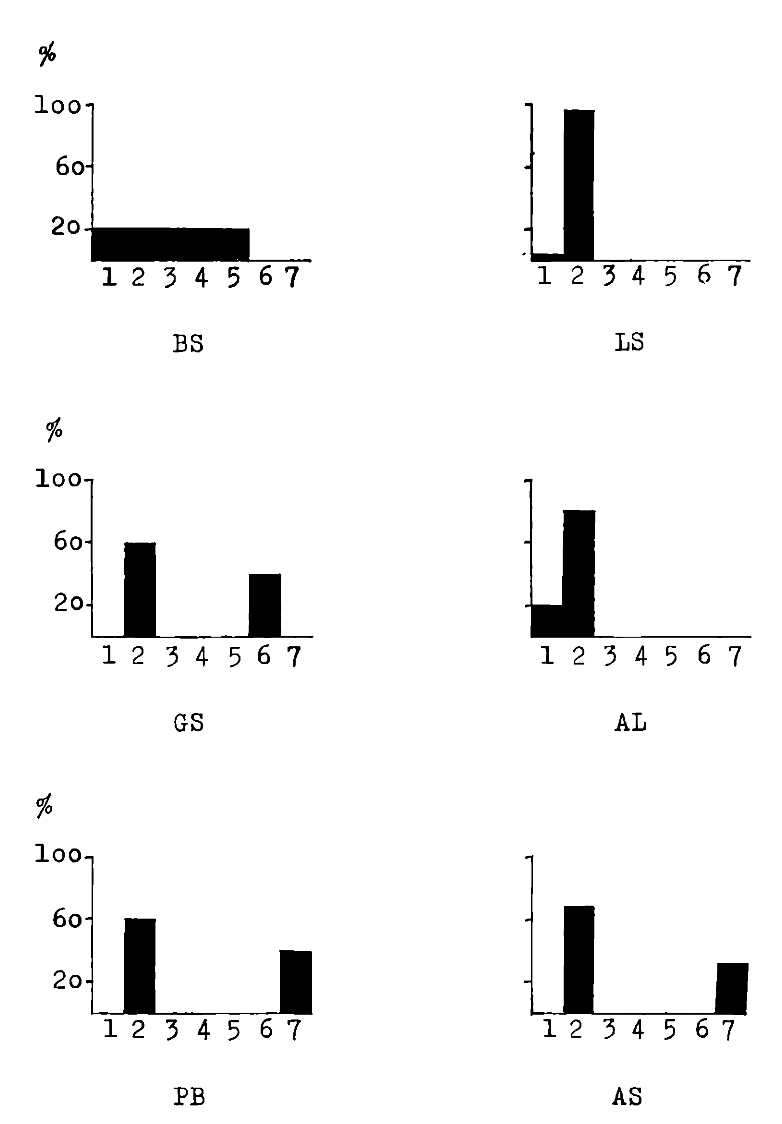


Abb. 14. Verteilung der Nesttypen in den verschiedenen Ökosystemen. Abkürzungen siehe Abb. 12.

extremen Brocken- und Schollenlaven jede Möglichkeit zum Nestbau benützt wird. Überall sind die sublapidikolen Nester am

häufigsten. Dieser Gegensatz zu den Resultaten von BARONI URBANI (1968) läßt sich mit der Strenge der ökologischen Faktoren, die nahe am Minimum sind, erklären.

Die pedogenetische Aktivität der Ameisen hängt eng mit ihrem Nestbau zusammen. Sie fördern viel feines Material zutage, auf dem sich dann später höhere Pflanzen ansiedeln können.

DÉLYE (1969) hat die Physiologie des Wasserhaushaltes von *Acantholepis frauenfeldi* untersucht: Die kritische Temperatur des Teguments liegt bei ihr von allen Wüstenameisen am höchsten (60°), ihr Thermopräferendum beträgt 36—38°.

8.14. Mollusca. Die restlichen Tiergruppen

Die häufigste Schnecke ist die Clausilide *Papillifera papillaris* MÜLLER, die man im Hypolithion, am Grunde von Trümmerhalden, im Edaphon der Ginster-Biozönose und in der Rhizosphäre antreffen kann. Von anderen Weichtieren liegen nur wenige Individuen vor: *Trichia* sp., *Marmorana* sp., *Cochlicella* sp.

Lumbriciden fehlen anscheinend im ganzen Ätnagebiet.

Die häufigsten Wirbeltiere des Untersuchungsgebietes sind Reptilien, besonders *Lacerta sicula sicula* RAF. In Lavasandhängen und Trockenmauern kann man der hochgiftigen *Vipera aspis hugyi* SCHINZ begegnen. *Chalcides ocellatus tiligugu* GMELIN tritt erst auf den alten Laven häufig auf.

Vögel wie Säuger sind längst den einheimischen Jägern zum Opfer gefallen. Sie spielen im biozönotischen Konnex kaum eine Rolle mehr.

9. Synthetischer Teil

9.1. Bemerkungen zur Biogeographie und Mikroevolution

Die *statische* Zoogeographie, deren bedeutendster Vertreter JEANNEL (cf. 1942) war, beschäftigt sich ordnend, registrierend und vergleichend mit Arealen, besonders im Hinblick auf die Erdgeschichte. Innerhalb dieses Zweiges interessieren uns die Arealtypen der Ätnatiere. Die Fauna und Flora des Ätna besteht nur aus Arten, die auch in den umliegenden Gebieten Siziliens und Calabriens vorkommen. Da der Ätna sehr jung ist, fehlen Reliktendemiten. Gewisse Organismengruppen neigen jedoch zu einer Bildung von Neoendemiten (= Ökomorphosen?, Unterarten, Arten, in der Floristik auch Formen). Man kann stets und ohne Schwierigkeiten ihre Abstammung von Formen umliegender Gebiete nachweisen. Unter den Blütenpflanzen möchte ich die folgenden Formen nennen:

Poa violacea BELL. ssp. *aetnensis* CIF. et GIAC.
Betula aetnensis RAF.
Cerastium tomentosum L. var. *aetnaeum* JANKA
Scleranthus annuus L. γ *aetnensis* (STROBL) FIORI
Scleranthus perennis L. δ *stroblii* (RCHB. in STROBL, 1874) FIORI
Scleranthus perennis L. ssp. *vulcanicus* (STROBL) BEG.
Berberis aetnensis RAF.
Viola calcarata L. η *aetnensis* (RAF.) FIORI
Adenocarpus complicatus J. GAY β *bivonii* (PRESL) FIORI
Astragalus siculus BIV.
Anthemis montana L. γ *aetnensis* (SCHOW.) FIORI
Senecio squalidus L. β *glaber* (UCRIA) FIORI
Senecio squalidus L. γ *aetnensis* (JAN.) FIORI

Ein besonders schönes Beispiel bietet *Rumex scutatus* L.: Mit zunehmender Meereshöhe geht die typische Form nach und nach in die ssp. *aetnensis* (J. et C. PRESL) CIF. et GIAC. über (POLI, 1965). Die Eltern dieser botanischen Neoendemiten dürften — man erinnere sich an die vorwiegenden Nordwinde — von den Nebrodi und Peloritani eingewandert sein.

Unter den Tieren neigen besonders die Spinnen zur Bildung von progressiven Endemiten. Ein typisches Beispiel ist *Alopecosa fabrilis trinacriae* LUGETTI et TONGIORGI (cf. WÜRMLI, 1971 b) und *Dysdera lagrecai* ALICATA.

Bei vielen Tiergruppen, besonders aber den Salticiden, ist der Neoendemismus mit dem Phänomen der Homochromie mit dem schwarzen Untergrund verknüpft. Da Farbmerkmale in der Systematik der Salticiden eine große Rolle spielen, war die Bestimmung sehr erschwert. Manche Arten zeigen zur Verdunkelung oder völligen Schwärzung ihres Körpers deutliche strukturelle Unterschiede, so daß die Abgliederung neuer Taxa nötig wird. Die an und für sich schon dunkle Art *Chalcoscirtus infimus* SIM. zeigt am Atna ein glänzendes Tiefschwarz.

Daneben treten auch Tiere auf, die wohl homochrom sind, selbst aber noch nicht systematisch abgrenzbare Taxa darstellen. *Lacerta sicula sicula* RAF. läßt bei allen Individuen eine deutliche Verdunkelung des Zeichnungsuntergrundes erkennen. Der Melanismus der Eidechsen, besonders der Untergattung *Podarcis*, die auf kleinen Inseln des Mittelmeergebietes leben, ist wohlbekannt. Er tritt auf Inseln mit vulkanischem Untergrund (wie etwa *Lacerta wagleriana* ssp. *antoninoi* MERTENS auf Vulcano), wie auch auf solche mit hellem Untergrund (LA GRECA & SACCHI, 1957) auf.

Unter den Insekten neigen die Acrididen (*Sphingonotus coerulans* L., *Oedipoda fuscocincta sicula* FIEB.) zu einer homochromen

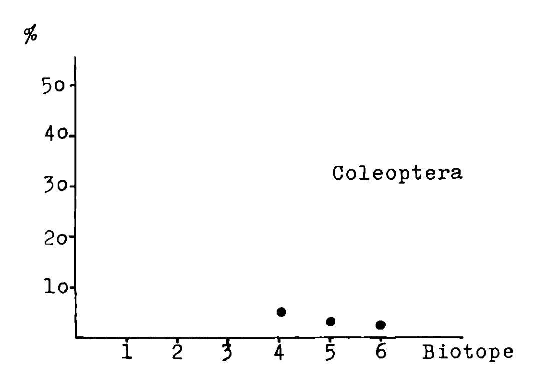
Schwarzfärbung der Vorderflügel. Dies war schon von ihrem ganzen Verbreitungsgebiet (etwa von Brandstellen) her bekannt (Harz, 1957) und auch experimentell untersucht (Ergene, S.; Okay, S.). Daß die Schwarzfärbung der Individuen auch hier nicht genetisch fixiert ist, zeigen 2 Individuen von *Oe. fuscocincta sicula* gelber Färbung; sie stammen von einer Stelle, die mit viel Eichenlaub und Ginsterstreu bedeckt war.

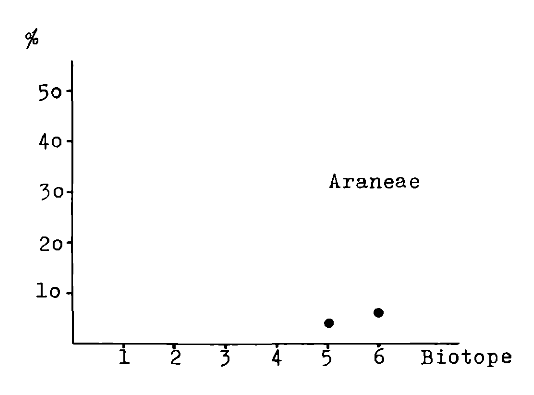
Eine Farbanpassung an schwarzen Lavasand hat schon Caspers (1966) von Ocypodiden (bes. *Ocypode ceratophthalma* Pallas) und Grapsiden beschrieben.

Man darf die Ursache der Homochromie sicher nicht bloß in einem Grund suchen (wie etwa Kryptophylaxis, Reaktion des Integuments), sondern muß ein Zusammenwirken mehrerer Faktoren mit unterschiedlicher Wirksamkeit gegenüber verschiedenen Tiergruppen in Betracht ziehen.

Die Unterschiede zwischen den Neoendemiten und den typischen Formen sind meist gering, aber konstant. Ein (nicht nur vorläufig endemisches, neues) Genus ist also keineswegs zu erwarten, da die Spanne für eine entsprechende Differenzierung zu kurz war. Von Hawaii hingegen kennen wir endemische Genera (Skottsberg, 1930; Howarth, 1972).

Die *dynamische* Biogeographie, deren Konzept Mac Arthur & Wilson (1967) dargelegt haben, behandelt die quantitativen Modi der Ausbreitung und Besiedlung (besonders von Inseln) und bedient sich meist der mathematischen Begriffsbildung und Formulierung. Das Gebiet des Ätna, zumindest aber seine Hochgebirgsstufe dürfen wir biogeographisch als eine Insel betrachten, da der Ausbreitung der Tiere auf dem Landweg schwer überwindbare Grenzen gesetzt sind. Davon, daß eine sehr rege Immigration von Propagulen erfolgt, zeugen die vielen Funde toter, allochthoner Insekten. In diesem Zusammenhang sind auch jene Massenansammlungen von Insekten, besonders Coccinelliden, zu nennen, die zu Tausenden die Spitzen von Bergen und Hügeln anfliegen (Zusammenfassung unserer Kenntnisse bei Mani, 1968). Im Herbst konnte ich oft solche, allerdings kleinere Ansammlungen von *Coccinella septempunctata* L. beobachten. Am 1. 10. 1970 flogen die Tiere die Spitze und den SW-Hang des Monte Silvestri Superiore an und lagen dann in einer ungefähren Dichte von 900 Tieren pro m^2. Im ganzen waren es vielleicht 15.000—20.000 Individuen. Am folgenden Tag gelang es mir, auf dem Piano di Lago eine Ansammlung von ca. 10.000 Exemplaren von *Dolycoris baccarum* L. zu entdecken. Die Tiere hatten in den Kugelbüschen von *Astragalus siculus* Biv. Zuflucht gesucht. Möglicherweise ist es kein Zufall, daß beide Massenflüge am gleichen





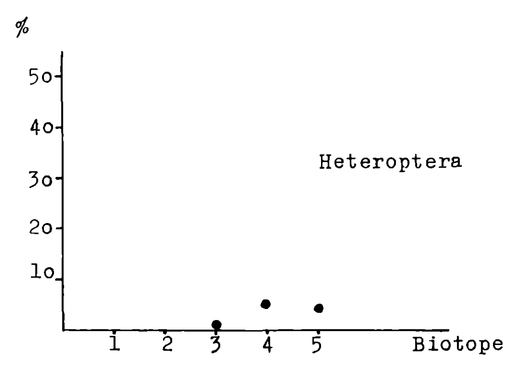


Abb. 15. Prozentsatz der Arten, die nur in 1, 2, 3. Biotopen vorkommen (siehe Text).

Tag stattgefunden haben, sondern mag an meteorologischen Bedingungen gelegen haben.

Die Existenz immigrierender Propagulen macht auch die Abb. 15 deutlich. Sie gibt den Prozentsatz an Arten an, die an 1, 2, 3, 4.. Biotopen gefunden wurden. Die Kurven haben (besonders bei den Käfern, wo die Grundgesamtheit an einbezogenen Arten am größten ist) die Form einer Exponentialfunktion. Im ganzen Problemkreis Artanzahl-Areal ist nach WILLIAMS (1964) die geometrische Verteilung der Normalfall. Aus der hohen Rate von Arten, die nur an einem Standort auftraten (47, 48, 50%), läßt sich der ökologische Schluß ziehen, daß die primäre Assoziation auf Rohböden weitgehend autökologisch bestimmt ist und vom Immigrationszufall der Propagulen abhängt. Dieser Satz gilt jedoch nur, wenn man die Tier- und Pflanzenwelt gesondert betrachtet. Die Fauna ist aber direkt abhängig von der Pflanzenwelt und somit auch nicht mehr rein zufällig verteilt. Eine Ausnahme von dieser Regel, die auch in Wüstengebieten Gültigkeit besitzt, bilden nur jene Extremformen unter den Tenebrioniden, die in der Namibwüste vorkommen und die unabhängig von jeglicher Vegetation verteilt sind (KOCH, 1962; KÜHNELT, G., 1969; KÜHNELT, W., 1969). Es ließ sich feststellen, daß mit zunehmender Reife der Gesellschaft die Zahl dieser zufälligen, einmal auftretenden Arten bezogen auf die Gesamtzahl der vorhandenen Arten deutlich abnimmt. Daß die hohe Anzahl der Rezedenten die ökologische Analyse nicht gerade erleichtert hat, mag wohl einleuchten. In reifen Biozönosen liegt der Prozentsatz der Zufälligen höchstens bei 10%.

9.2. Die Verteilung bedingende Faktoren

Die Granulometrie ist der entscheidende Faktor für die Art der Besiedlung der Laven aller Höhenstufen (abgesehen vom Epedaphon s. str.). Den günstigsten Fall stellt ein weitgestreutes Histogramm mit Betonung der feineren Korngrößen dar, also jene Verteilung, die die Pyroklastika im Durchschnitt aufweisen. Es ist sehr günstig, wenn Steine und Blöcke vorhanden sind, da sie gute Mikrobiotope bilden. Mit abnehmender durchschnittlicher Korngrößenzusammensetzung des Untergrundes gewinnt der Zeitfaktor an Bedeutung, die Sukzession kann also wesentlich schneller ablaufen. Dies ist der Grund für die Mosaikstruktur der Laven. Die zeitbedingten Unterschiede in der Besiedlung zweier, verschieden alter Lavaströme werden umso kleiner, je gröber der Untergrund wird. Die Oberflächenmorphologie der Lavaströme ist also entscheidend für die kleinräumige Anordnung der Komplexe, während

das verschiedene Alter (man muß in ganzen Jahrhunderten rechnen!) die großräumige Formation bedingt.

Neben der Granulometrie und dem Alter treten die anderen Faktoren stark zurück. In der Hochgebirgsstufe spielt unter der allgemeinen Strenge der meteorologischen Faktoren (Extremfälle ausgenommen) die lokale Exposition kaum eine Rolle. Hingegen ist die allgemeine Exposition am ganzen Gebirgsstock von gewisser Bedeutung: Der Ostabhang ist feuchter, und zahlreiche Schmelzwasserrinnen (cf. 6.1.3.1.) tragen zur Erosion bei. Ein Einfluß der Meereshöhe innerhalb der gleichen pflanzengeographischen Stufe ließ sich nicht nachweisen.

Von einer gewissen Bedeutung ist die Hangneigung: Die Tiere besiedeln, entgegen der eingangs erwähnten Regel, an Lockerschuttkegeln nur die stabilsten Stellen, die zugleich aber die blockigsten sind.

Unter den pedologischen Faktoren müssen wir dem Gehalt an organischem Detritus eine bedeutende Stellung zumessen. Es hat sich ergeben, daß von einem Gehalt von 2% an die Fauna plötzlich arten- und individuenreich zu werden beginnt.

9.3. Sukzessionen

Die Lavablockhalden sind solange nur von einer Kryptogamenvegetation überwachsen, bis wenigstens an einzelnen Stellen die Zwischenräume zwischen den Blöcken durch feineres Material ausgefüllt sind. An Stellen mit etwas feinerem Untergrund können bereits nach 50 Jahren Ginster Fuß fassen. In ihrem Gefolge wan-

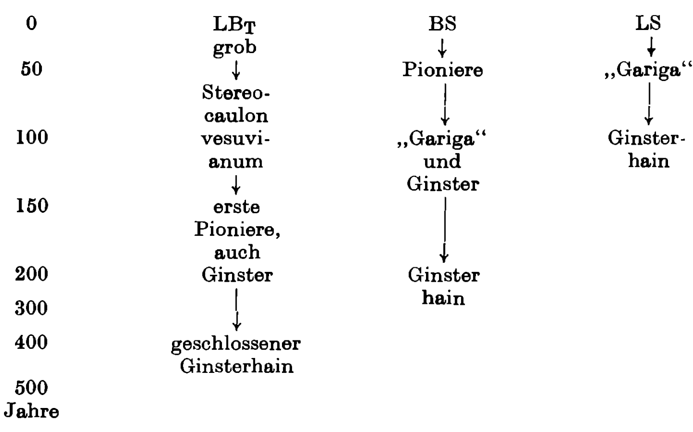


Abb. 16. Ungefährer zeitlicher Verlauf der Sukzession in den tieferen Lagen. Abkürzungen siehe Abb. 12.

dern dann auch Arten aus der Gariga und Macchia ein. Sonst vergehen an durchgehend sehr groben Blockhalden mindestens 500 Jahre, bis sich ein mehr oder minder geschlossener Ginsterhain bildet (Abb. 16). Es wäre verfehlt (cf. WERNER, 1968, der zu dieser Ansicht neigt), das einfache Sukzessionsschema der Ökosysteme

$$LB_T \longrightarrow BS \longrightarrow LS \longrightarrow GS$$

zu postulieren. Vielmehr machen LB_T und BS eine mehr oder minder direkte Sukzession in Richtung GS durch (Abb. 17). Dies

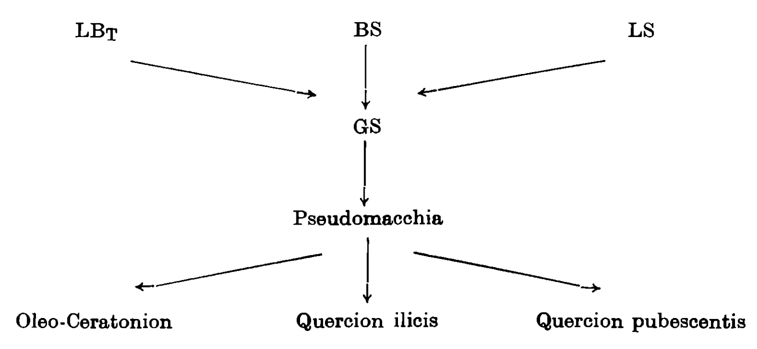


Abb. 17. Qualitativer Verlauf der Sukzession in den tieferen Lagen. Abkürzungen siehe Abb. 12.

ist deswegen möglich, weil *Genista aetnensis* (RAF.) DC. und *Spartium junceum* L. ausgesprochene Erstbesiedler sind. Hingegen sind sie im Sinne von TÜXEN (1968) keine guten Pioniere, da sie sich sehr gut halten, sehr alt werden und anderen Pflanzen ungern Platz machen. Deswegen bildet das Buschstadium der Ginsterhaine auch eine vorläufige Klimax, in die nur langsam die Arten des Hochwaldes eindringen. Den Sukzessionsablauf in der Hochgebirgsstufe veranschaulicht die Abb. 18.

Bei den Sukzessionen, die wir hier antreffen, handelt es sich um „natürliche primäre Sukzessionen" im Sinne von MORAVEC (1969). Bei den LS handelt es sich um „anthropogenically modified primary successions". Sie werden an einer Sukzession der pflanzlichen und tierischen Besiedlung, nicht aber an einer gewissen Bodenentwicklung gehindert.

Kennzeichnend für alle Sukzessionen ist unter anderem eine Zunahme der strukturellen Mannigfaltigkeit und damit der Mikrobiotope und Synusien.

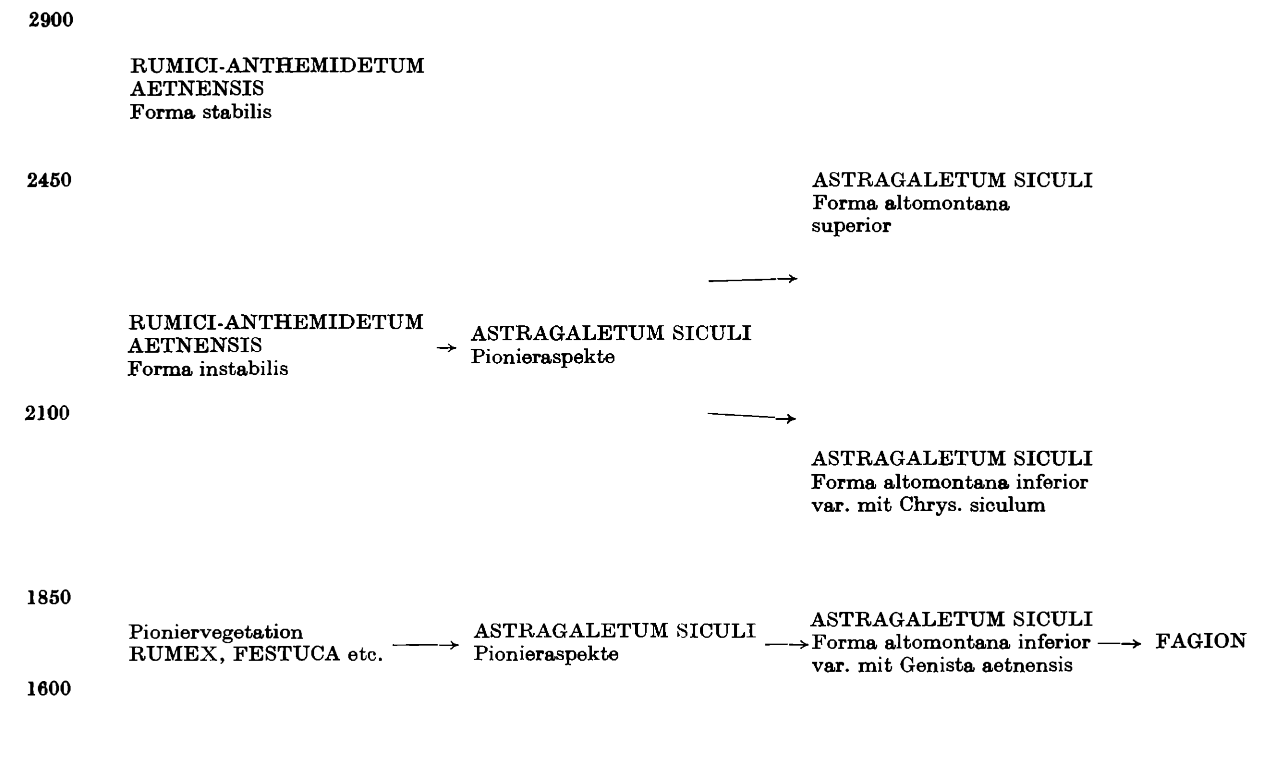


Abb. 18. Sukzessionen in der Hochgebirgsstufe (vereinfacht nach POLI 1965. Fig. 43).

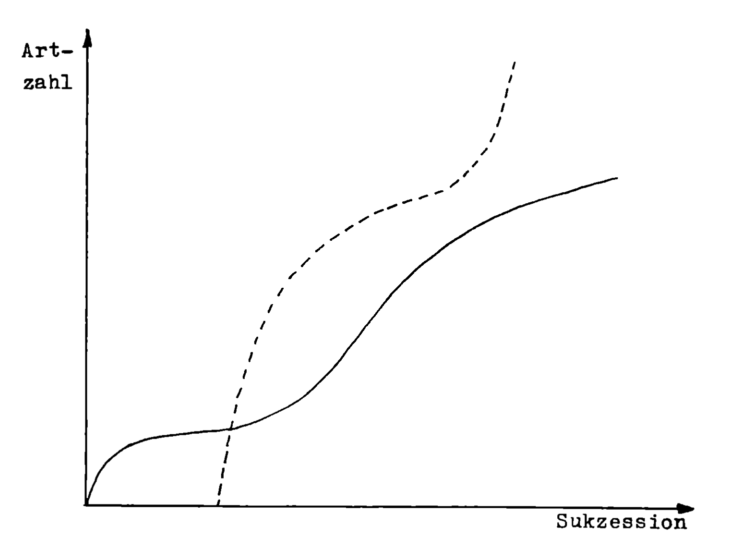


Abb. 19. Schematischer Verlauf der Besiedlung durch Arten, die dem Edaphon s. l. (ausgezogene Linie) und dem Atmobios (gestrichelt) angehören. Der Beginn der gestrichelten Kurve auf der Abszisse fällt mit dem ersten Auftreten höherer Pflanzen zusammen.

Der Unterschied in der Besiedlungsgeschwindigkeit zwischen Edaphon s. l. und Atmobios ist evident (Abb. 19).

9.4. Nahrungsbeziehungen

Das einfachste Nahrungssystem (LB_T) besteht aus einem Konsumenten von Flechten und aus mehreren Arten epedaphischer Prädatoren, die sich aber ausschließlich von allochthonen, herbeigewehten Tieren ernähren. KÜHNELT (1965) hat in den Dünen der Namib ähnliche Beziehungen gefunden. Dieses allereinfachste Schema bleibt (zumindest für das Epedaphon) auch in den BS und LS bestehen, wobei jedoch mit zunehmender Reife der Biozönose die Prädatoren immer weniger auf allochthone Beute angewiesen sind. Im Gefolge der höheren Pflanzen treten natürlich weitere Konsumenten und mit ihnen neue Prädatoren auf. Die Blütenbesucher werden die Beute von vagilen Tieren (Hymenopteren, Asiliden) oder von sessilen Spinnen (Araneidae, Thomisidae,

Philodromidae). In den LS kompliziert sich dann alles beträchtlich, da erstmals eine typische Bodenfauna auftritt.

Im Rumici-Anthemidetum aetnensis liegen die Dinge ähnlich einfach wie in den Lavablockhalden: Phytophage, die in den verstreuten Pflanzen vorkommen, und Räuber, die auf die genannten Konsumenten und auf Allochthone Jagd machen. Viele Phytophage und auch Karnivore sind wegen der Strenge der trophischen Verhältnisse auch detritivor. Im Astragaletum siculi liegen die Verhältnisse nicht einfach, da die Fauna im Vergleich zur Flora spärlich ausgebildet ist und eindeutige Dominante vermissen läßt. *Pachychilina dejeani* Besser ist ein wenig wählerischer Allesfresser. Sie selbst fällt oft der *Lacerta sicula sicula* Raf. zum Opfer. Ihr Speisezettel sieht ungefähr so aus (auf Grund einiger Individuen vom Rifugio Sapienza 1900 m): *Alopecosa* sp., *Platycleis* sp., viele Miriden und Homopteren, Carabidae sp., *Ocypus olens* Müll., *Lampyridae* sp., viele *Pachychilina dejeani* Besser, *Aphodius* sp., Neuroptera sp., Apidae sp., Terebrantia sp. Ein Individuum von Nicolosi (750 m) zeigte folgenden Darminhalt: viele Dasytiden und Malachiiden, viele Heteroptera, 5 Schnecken mit Häuschen, 2 *Sitona callosus* Gyll.

9.5. Affinitätsverhältnisse

Die Abb. 20—22 verdeutlichen die Affinitätsbeziehungen zwischen den einzelnen Ökosystemen auf Grund ihrer Besiedlung durch Araneae und Coleoptera. Die Anzahl der Verbindungsstriche zeigt in logarithmischer Skala die Intensität der Verwandtschaft. Es versteht sich von selbst, daß hier nur jene Arten in Frage kamen, die in mehr als einem Ökosystem auftreten (Araneae 51%, Coleoptera 41% aller Arten). Aus den Figuren lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

1. Das Atmobios und das Edaphon s. l. unterscheiden sich in ihren Affinitäten deutlich. Ihre Fauna gehorcht ganz anderen Gesetzen (Immigrationsgeschwindigkeit siehe Abb. 19).

2. Die Spinnen sind viel homogener verteilt als die Käfer. Dies wird mit der Immigrationsweise der Propagulen zusammenhängen, die bei den Spinnen ja rein passiv erfolgt. Die Coleopteren besitzen dank ihrer Flugfähigkeit eine Wahlmöglichkeit für einzelne Biotope.

3. Im Atmobios der Käfer herrscht ein eindeutiges Affinitätsdreieck BS — GS — AL, das sich auch bei anderen Gruppen wie den Heteropteren wiederfindet.

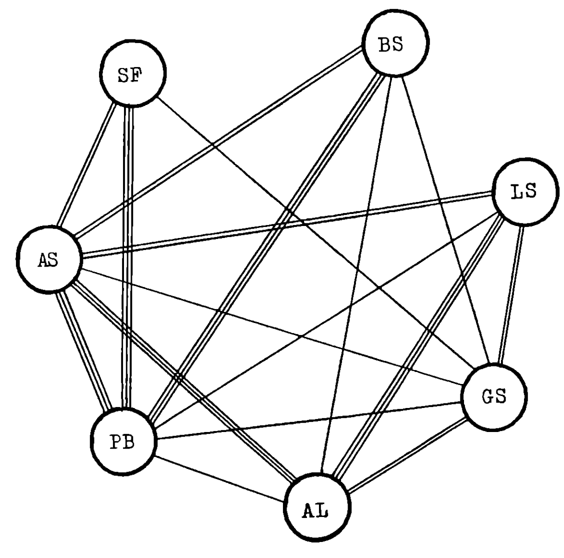


Abb. 20. Affinitätsbeziehungen zwischen den Ökosystemen auf Grund ihrer Besiedlung durch edaphisch lebende Käfer. Abkürzungen siehe Abb. 12.

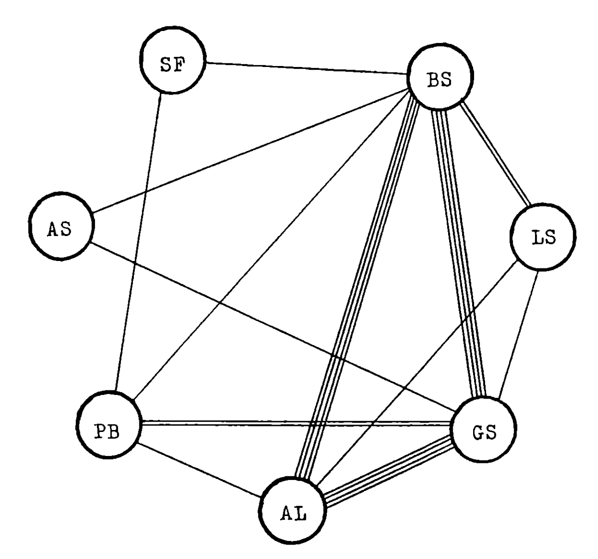


Abb. 21. Affinitätsbeziehungen zwischen den Ökosystemen auf Grund ihrer Besiedlung durch Käfer des Atmobios. Abkürzungen siehe Abb. 12.

4. Aus 1.—3. folgt, daß zur Charakterisierung und ökologischen Beurteilung eines oder mehrerer Ökosysteme keineswegs nur eine Gruppe herangezogen werden darf. Vielmehr müssen möglichst viele, ihrer allgemeinen Ökologie nach verschiedene Gruppen studiert werden.

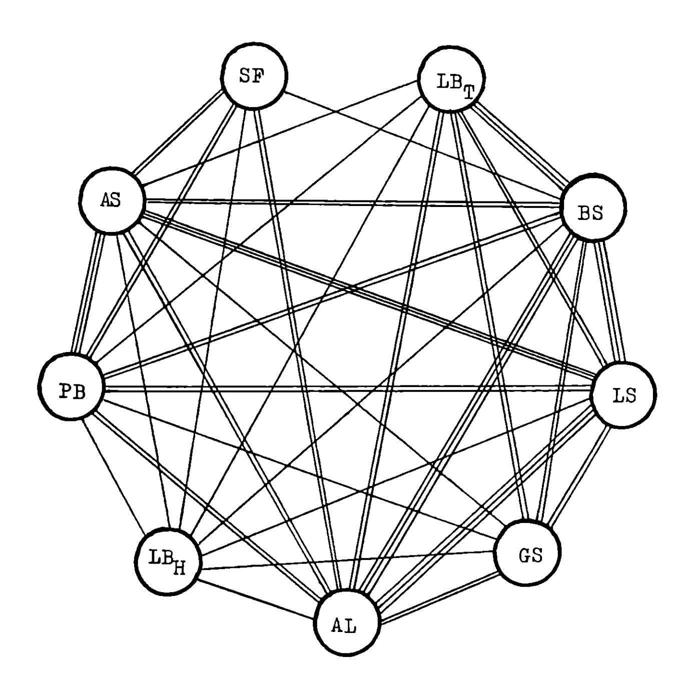


Abb. 22. Affinitätsbeziehungen zwischen den Ökosystemen auf Grund ihrer Besiedlung durch edaphisch lebende Spinnen. Abkürzungen siehe Abb. 12.

Ein analoges Diagramm habe ich auf Grund aller Tierarten für die Mikrobiotope angefertigt (Abb. 23). Die 1-Strich-Beziehung habe ich graphisch weggelassen, daß jede Synusie mit der anderen durch eine solche verbunden ist. Das Hypolithion ist die beherrschende Synusie, und die anderen Synusien sind mit Ausnahme von Ra nahe miteinander verwandt. Bezeichnend ist wiederum die Isolierung von At (die Verbindungsglieder zwischen Ep und At sind nur die Salticiden), was mit dem eingangs Gesagten in Einklang steht.

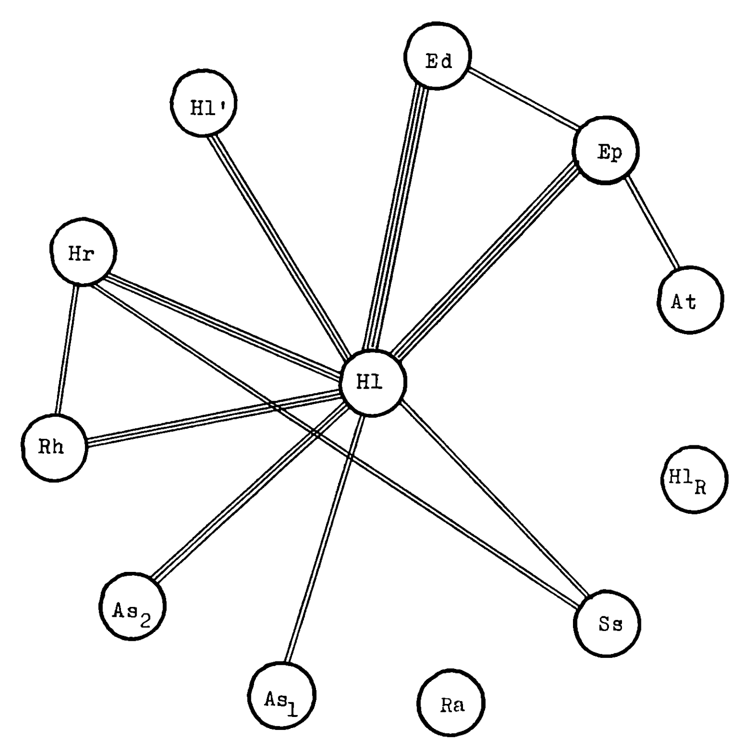


Abb. 23. Affinitätsbeziehungen zwischen den einzelnen Mikrobiotopen auf Grund ihrer tierischen Besiedlung. Abkürzungen: Hl = Hypolithion, Hl' = Trockenmauern und Lesesteinhaufen, Hl_R = Hypolithion der trockenen Schmelzwasserrinnsale, Ed = Edaphon, Ep = Epedaphon, At = Atmobios, Ss = In Rasen von *Saponaria sicula* RAF., Ra = In den Rasen von *Rumex aetnensis* (JAN.) FIORI, As_1 = Auf und zwischen den Zweigen von *Astragalus siculus* BIV, As_2 = Unter den Zweigen von *Astragalus siculus*, Rh = Rhizosphäre, Hr = Hypolithion in nächster Nähe höherer Pflanzen.

10. Zur Pedologie

Manche Angaben zur Pedologie kann man in WERNER (1968) finden, der ein besonderes Augenmerk auf den Gehalt freien Eisens gelegt hat.

10.1. Bodenpufferung und Bodensukzession

Ich habe an mehreren Bodenproben die Pufferung untersucht: Sie gibt ein getreues Bild von der Reife des Bodens. Je mehr

organische Substanz ein Boden enthält, desto größer ist die Austauschfähigkeit von Basen und Hydroniumionen.

Die beste Pufferung finden wir im Boden unter den Ginstern und in den moosreichen Rinnsalen (Abb. 24). Die entsprechenden Werte des pH (KCl) schwanken von 5,4 bis 6,1. Bei diesen Werten verwundert es nicht, daß die Basen besser abgepuffert sind als die Säuren. Die pyroklastischen Böden der Hochgebirgsstufe sind weniger gut gepuffert, obwohl in ihnen die chemische Verwitterung und mikrobielle Aktivität weitaus größer ist. Der freie Boden ist stets etwas schwächer gepuffert als die Polsterbraunerde unter *Astragalus siculus* BIV. Der pH schwankt von 4,9 bis 6,6, liegt aber meist im Bereich von 5,0 bis 6,0, also im stark bis mäßig sauren Bereich.

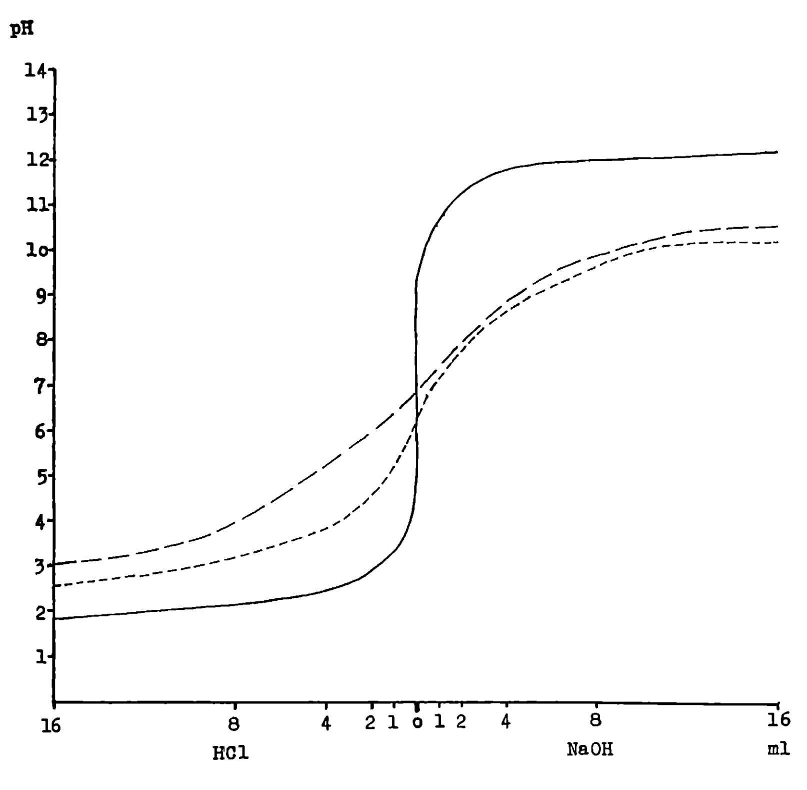
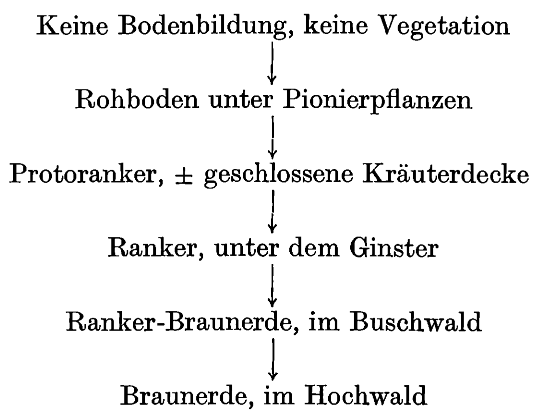


Abb. 24. Bodenpufferung. Ausgezogene Linie: Blindprobe, lang gestrichelt: Boden unter einem Ginster, kurz gestrichelt: Boden aus einem moosreichen Schmelzwasserrinnsal.

Am schwächsten gepuffert sind Lavasandböden, die nur von einer schütteren Decke aus Kräutern und Gräsern bedeckt sind.

Das Pufferungsvermögen des Bodens wird eine direkte Wirkung wahrscheinlich nur auf die Mikroorganismen haben.

Die Laven weisen folgende Bodensukzession auf (WERNER, 1968):



Das gleiche Schema gilt auch für die Pyroklastika der höheren Lagen. Doch läuft die Sukzession viel rascher ab. Die *Astragalus siculus* BIV.-Büsche sind Zentren der Bodenbildung: Polsterbraunerde. An steilen Hängen spielt die Exposition noch eine gewisse Rolle (trockener, resp. feuchtere Variante der Bodenbildung).

Am Ätna finden wir folgende Bodenzonation vor (Nomenklatur nach KUBIENA, 1953):

1. Zone ohne Bodenbildung
2. Alpine Ramark
3. Alpiner mullartiger Ranker
4. Alpine Polster-Braunerde
5. Typische Braunerde
6. Braunerde mit leichter Tondurchschlämmung
7. Submediterrane Braunerde
8. Mediterrane Braunerde

Ich bin davon überzeugt, daß man sich nach intensiverem Studium der Böden gezwungen sieht, innerhalb des Systems von KUBIENA neue Taxa zu schaffen. Auch in der Nomenklatur des American Soil Survey (*vor* 7th Approximation) wurden vulkanische Böden als eigene Gruppe, die „Andosoils" geführt. Dafür spricht auch die eigentümliche Humusform (cf. 6.1.4.).

10.2. Stickstoffhaushalt und Fertilität des Bodens

Da die Laven des Ätna (magmatische Gesteine im allgemeinen) keinen Stickstoff (LENGYEL, 1928; SAHAMA, 1953) oder solchen nur spurenweise in Form von NH_4^+ enthalten (EGGLER, 1959, 1963; GMELIN, 1936; SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL, 1960), muß der notwendige Stickstoff von außen her zugeführt werden. Dies kann geschehen auf anorganischem Wege, Zuführung in Form von Ionen, oder vor allem durch mikrobielle Assimilation des Luftstickstoffes.

Stickstoff wird in gebundener Form durch den Regen eingeschwemmt, wobei in Vulkangebieten nach PERRET (1950, cf. auch MANSHARD, 1958) besonders die Oxidation elementaren Stickstoffes durch elektrische Entladungen während Gewittern eine Rolle spielen soll. In Anbetracht der Trockenheit des Ätna neige ich dazu, dem durch den dauernden Wind zugeführten Staub, der stets Stickstoff enthält, eine ebenso große Rolle zuzubilligen. Nach OCHSNER (1927) bezieht die Flechtengesellschaft des Parmelietum acetabulae (Flechten als Erstbesiedler!) seinen Stickstoff aus dem Straßenstaub. BRAUN-BLANQUET & JENNY (1926) stellten fest, daß der Wind auf alpinen Weiden jährlich 1,5—1,8 kg Gesteinsstaub pro m^2 ablagert.

Der größere Teil des Stickstoffes wird aber gewiß von Mikroorganismen fixiert. Die Cyanophyten sind es, die regelmäßig den ersten Schritt zur Besiedlung nackter Flächen unternehmen. In feuchten Gegenden (kalt oder warm) können sie sich frei auf dem Substrat ansiedeln (BEHRE & SCHWABE, 1969; EGGLER, 1959; ERNST, 1907; SCHWABE, 1969, 1970 a, b; SHIELDS & DURRELL, 1964; TREUB, 1888). Aber auch in Böden arider und semiarider Gebiete können Blaualgen durchaus frei vorkommen und dort in beträchtlichem Maße Stickstoff fixieren (SHIELDS, 1957; SHIELDS et al., 1957). In extrem ariden Gebieten können sie sogar die einzigen bodenbewohnenden Algen darstellen (SCHWABE, 1960). Am Ätna und in allen anderen vulkanischen Gebieten bedienen sich die Algen mit Vorliebe einer Trägerpflanze. Diese Funktion übernimmt die gemeine *Stereocaulon vesuvianum* PERS., die in ihren Cephalodien Blaualgen der Gattung *Stigonema* beherbergt (POELT, 1969). Diese Gattung gehört nach STEWART (1966) zu den Blaualgen, die atmosphärischen Stickstoff zu assimilieren vermögen. An anderen Vulkanen kommt *Peltigera* vor, von der wir ebenfalls wissen, daß ihre eingemieteten Blaualgen Stickstoff fixieren.

In der Gruppe der stickstoffixierenden Bakterien können wir 3 Kategorien unterscheiden: Die symbiontischen *Rhizobium*, die

freilebenden Bakterien (*Azotobacter*, *Clostridium*) und die in der Phyllosphäre lebenden Bakterien. In den Pionierassoziationen spielen die Leguminosen eine beherrschende Rolle. Es ist mir jedoch nie gelungen, in ihren Wurzeln Bakterienknöllchen zu finden (was allerdings noch nichts beweist) (cf. EGGLER, 1959: fehlen auch am Paricutin). Eventuelle Gründe für das Fehlen von *Rhizobium* mögen in den ökologischen Bedingungen liegen: Die Wurzeln der Leguminosen sind sehr lang, stark verholzt und verhindern ein Eindringen der Bakterien. Überdies liegt der pH der Böden stets im sauren Bereich und verhindert damit ein Fortkommen von *Rhizobium* (MULDER et al., 1969). Auch die Arten von *Azotobacter* und *Clostridium* verlangen einen pH >6 (ALEXANDER, 1961), eine erhöhte Bodenfeuchtigkeit sowie einen gewissen Gehalt an organischer Substanz (MICHOUSTINE & CHILNIKOVA, 1969). Allerdings steht fest, daß *Azotobacter* vorwiegend in der Rhizosphäre s. str. und im Rhizoplan vorkommt (ELWAN & MAHMOUD, 1950; SASSON & DASTE, 1961; VARGUES, 1953), wo günstigere Bedingungen herrschen. SASSON & DASTE (1963) haben aber überdies festgestellt, daß *Azotobacter* in ariden Böden nur in der feuchten Jahreszeit physiologisch aktiv ist. Eine quantitativ noch unbekannt Rolle spielen die stickstoffassimilierenden Mikroorganismen der Phyllosphäre (RUINEN, 1956, 1961, 1965).

10.3. Zur Morphometrie

Um die Rolle und das Ausmaß der physikalischen und chemischen Verwitterung zu untersuchen, habe ich morphometrische Analysen durchgeführt. In den Korngrößenklassen $>0{,}6$ mm wurde die *Zurundung* bestimmt. Dabei habe ich eine visuelle Methode in Anlehnung an TROWBRIDGE & MORTIMER (1925) verwendet. Die folgenden drei groben Klassen gelangten zur Unterscheidung:

I Kanten nicht gerundet, scharf, spitz, ohne Abnützung. Oberfläche des Kornes schlackig, besonders in der Kantengegend sehr spitzig und sehr rauh.

II Kanten schwach gerundet, leichte Transport- und Witterungsbeanspruchung erkennbar. Oberfläche etwas weniger rauh.

III Kanten ± gut gerundet. Oberfläche angewittert und ± geglättet.

Da die Größe der in den Lavastücken eingeschlossenen Gasbläschen 0,05—0,1 mm beträgt, ist wegen des Größenverhältnisses von Gasbläschen und ganzem Lavastück eine Zurundungsanalyse nur bis zu einer Größe von 0,6 mm sinnvoll. Dies stimmt auch mit den Werten überein, die verschiedene Autoren bei Körnern anderer Beschaffenheit erhalten haben (KÖSTER, 1964).

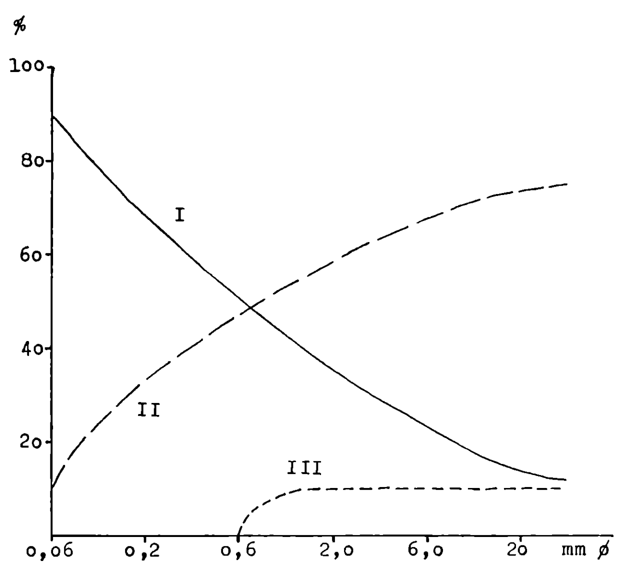


Abb. 25. Zurundungsdiagramm eines unbewachsenen Bodens nordöstlich Monte Fusara bei Nicolosi, grobsandig-feinkiesiges Lavaverwitterungsmaterial.

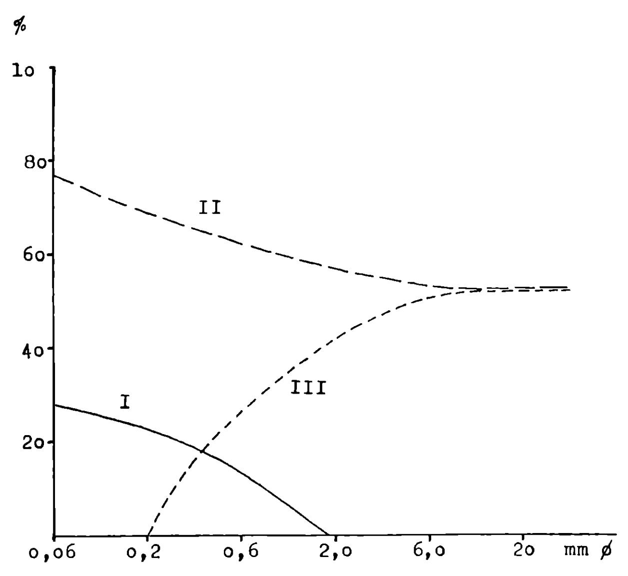


Abb. 26. Zurundungsdiagramm eines Bodens unter einem Ginster, nördlich Nicolosi.

Es versteht sich, daß mit zunehmender Zurundung das Maß der Verwitterung und Transportbeanspruchung zunimmt. Die schematischen Abb. 25—27 stellen die Ergebnisse der Zurundungsanalyse dar. In der Abb. 25 finden wir den Typus der Brockenlaven, deren Oberfläche kaum bewachsen ist; die Klasse III tritt erst ab einer bestimmten Korngröße auf. Dies deutet auf eine physikalische Verwitterung in Form des Abriebes hin. In der Abb. 26 habe ich die Verhältnisse unter einem Ginsterbusch der gleichen Brockenlava dargestellt: Ganz deutlich tritt die Zunahme der gut gerundeten Stücke hervor. Die Verwitterungskräfte (chemisch und physikalisch), die von den Pflanzenwurzeln ausgehen, lassen sich gut nachweisen. Die Pyroklastika zeigen ein eher uneinheitliches Bild. Die häufigste Verteilung ist auf der Abb. 27 dargestellt. Die Mächtigkeit der Klasse I ist aus der Aschennatur ohne weiteres verständlich. In der Polsterbraunerde der *Astragalus*-Büsche treffen wir die gleichen Verhältnisse wie im freien Boden an.

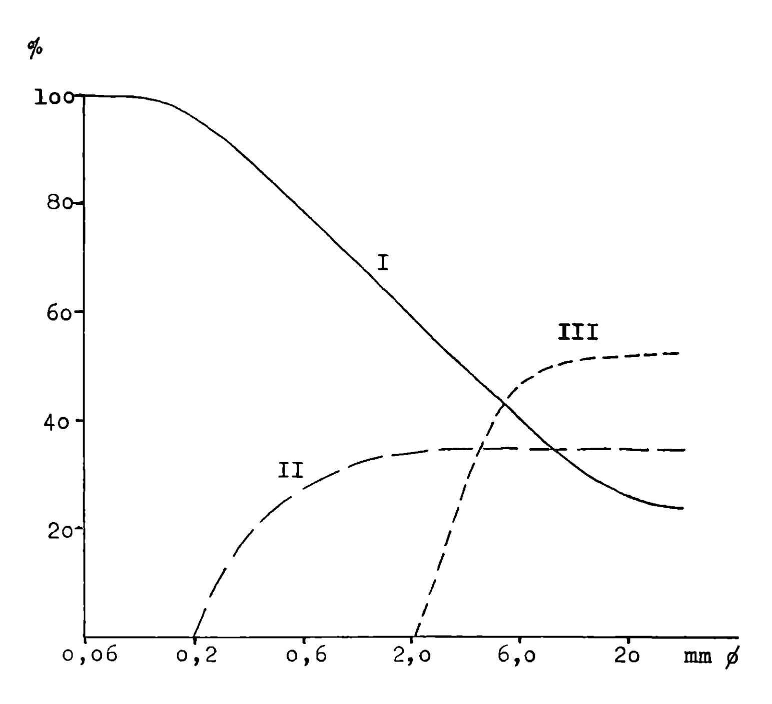


Abb. 27. Allgemeines Zurundungsdiagramm der Pyroklastika.

11. Diskussion

Es soll uns hier die Frage beschäftigen, ob und wie sich die vorliegenden Ergebnisse in den Rahmen der bisher publizierten Untersuchungen einfügen lassen. Ein Vergleich mit den botanischen (ALTPETER, 1968; COE, 1967; ELLENBERG, 1963; FRIEDEL, 1938 a, b; HOMUTH, 1970; LÜDI, 1921, 1934, 1945, 1958; MÖLLER, 1949; PFEIFFER, 1957; SCHULZE & ENGELS, 1962; SCHULZE, ENGELS & REMUS, 1963) und zoologischen Arbeiten (BOETTGER, 1952/54; DUNGER, 1968 a; JANETSCHEK, 1949; REMUS, 1969; TISCHLER, 1951) über Rohböden und primäre Sukzessionen enthüllt uns wohl einige Übereinstimmungen in wenigen Einzelheiten, wie:

— Häufiges Auftreten von Arten der Gattungen *Stereocaulon*, *Senecio* und *Rumex* (cf. etwa das Galeopsi-Rumicetum Br.-Bl. von Lockerschutthalden).

— Fehlender Stickstoff.

— Morphologische Ähnlichkeit des Untergrundes (Hochofenschlacke, Flugstaub).

Von Isozönosen mit den ätnensischen Lebensgemeinschaften kann jedoch keine Rede sein. Die Fauna und Flora des Ätna ist viel eher mit der Organismenwelt von Heißwüsten als mit Rohbodengebieten des humiden Mitteleuropa vergleichbar. Dies beweist, daß dem Klima, besonders den Niederschlägen, eine große, ja aufs ganze gesehen die größte Bedeutung für die Art und Weise der Besiedlung von Rohböden zukommt (cf. ROBYNS & LAMB, 1939). Dennoch lassen sich einige, allgemein gültige Gesetzmäßigkeiten der Besiedlung festhalten:

1. Die Struktur des primären Artengemisches (Fauna und Flora) hängt vom Einwanderungszufall ab und ist rein autökologisch bestimmt. Diese Zufälligkeit bleibt in der Tierwelt (wenigstens großer Rohbodengebiete) viel länger als bei der Vegetation erhalten, wo sich schnell definierbare Gesellschaften einfinden.

2. An Stellen mit feinerem Untergrund können schon von Anfang an Keimlinge von Sträuchern und Bäumen auftreten, ohne daß Moose oder Flechten vorangehen und den Boden vorbereiten.

3. Die primären tierischen Gemeinschaften bestehen aus Tieren, besonders Spinnen, die in der Ernährung auf allochthone, angewehte Beute und organischen Detritus angewiesen sind.

4. Typisch ist die zunächst für Pflanzen strenge Abhängigkeit von edaphischen Faktoren des Standortes, was zu einer inselartigen, kleinräumig mosaikähnlichen, heterogenen Verteilung führt.

5. Die Tierwelt ist in ihrer Verteilung und Sukzession streng auf die Pflanzen angewiesen. Ihre Art- und Individuenanzahl nimmt mit wachsender Komplexität der Vegetation, mit zunehmender Feuchtigkeit und mit zunehmendem Gehalt an organischer Substanz zu (cf. COVARRUBIAS, RUBIO & di CASTRI, 1964).

6. Die Rolle der Tiere in der Pedogenese äußert sich besonders im Abbau der anfallenden organischen Substanz und der Anhäufung feineren Materials (Ameisen).

7. Die fortschreitende Sukzession ist stets mit einer Zunahme der strukturellen Mannigfaltigkeit verbunden.

8. Initialstadien einer Sukzession sind auf endogene und exogene Störungen viel empfindlicher als reife Ökosysteme. Dies steht mit den Erfahrungen von MOOR (1936) an den Isoetetalia in Einklang.

12. Zusammenfassung

1. Der Autor behandelt die Fauna und Flora des Ätna nach ihren ökologischen Voraussetzungen, wobei den typisch vulkanischen Faktoren besondere Rechnung getragen wird.

2. Der leitende Gesichtspunkt war der strukturelle Aufbau eines Ökosystems. Die Abb. 6 gibt ein hierarchisch angeordnetes System der Strukturteile. In diesem Zusammenhang ist von höchstem Interesse die Kugelbuschheide (Astragaletum siculi), deren beherrschendes Glied, *Astragalus siculus* BIV., ein Zentrum der tierischen und pflanzlichen (Keimlingsschutz) Besiedlung ist.

3. In den tieferen Lagen (Stufe des Quercion pubescentis und des Qu. ilicis) lassen sich 5 Ökosystemtypen unterscheiden: die Lavablockhalden (*Holocnemus pluchei-Luffia* sp.-Biozönose), die Ökosysteme auf Brocken- und Schollenlaven und auf Lavasandhängen (im Kräuter-Gräser-Stadium) und die alten Laven (älter als 700 Jahre). Das *Genista aetnensis-Spartium junceum*-Ökosystem ist die für die tieferen Lagen des Ätna typische Gesellschaft.

4. In der Hochgebirgsstufe (Stufe des Rumici-Astragalion siculi) sind die Zoozönosen umkehrbar eindeutig korreliert mit den Pflanzengesellschaften (Lavablockhalden, Rumici-Anthemidetum aetnensis, Astragaletum siculi). Einen Spezialfall stellt die Schneerandfauna dar, deren Gattungen (Carabidae) auch für die Schneefelder Mitteleuropas typisch sind.

5. Die in Kap. 7 gestellte Frage nach der Äquivalenz (Definition, siehe dort) biozönologischer, pflanzensoziologischer und landschaftsökologischer struktureller Begriffe kann so beantwortet werden, daß die Zoo- und Phytozönosen meist bis zur Assoziation (der Pflanzensoziologen) äquivalent sind, wohingegen die Ein-

teilung des Landschaftsökologen für die Feinheiten des Verteilungsmusters der Organismen meist zu grob ist.

6. Trotz der Tierarmut des Ätna, die ihren Hauptgrund in der extremen Trockenheit hat, sind etwa 12 Arten neu für die Wissenschaft: Der Ätna ist ein ausgezeichnetes Gebiet, um die Artbildung und den Neoendemismus zu studieren. 50% aller Arten konnten nur ein einziges Mal gefunden werden. Dies spricht für eine sehr rege Einwanderung durch windtransportierte Propagulae.

7. Typisch, besonders für die Laven, ist die extrem mosaikartige Anordnung der Vegetation und damit auch der Zoozönosen.

8. Je feiner die Korngrößen des Bodens sind, desto reicher an Arten und Individuen ist das Hypolithion, und desto ärmer das Rhizobios.

9. Von einem Gehalt an organischer Substanz von 2% (Glühverlust) an nimmt der Art- und Individuenreichtum der Bodenfauna sprunghaft zu.

10. Der wichtigste Faktor für die Besiedlung der Laven aller Höhenstufen ist die Korngrößenverteilung. Je feiner der Boden ist, desto schneller läuft die Sukzession ab. In der Hochgebirgsstufe, wo beinahe nur pyroklastisches Material vorhanden ist, spielen der Zeitfaktor und die Hangneigung eine große Rolle.

11. Die Untersuchungen über die Affinitätsverhältnisse zwischen den einzelnen Ökosystemen ergaben für verschiedene Tiergruppen, aber innerhalb der gleichen Stratozönose (Edaphon, Atmobios), die gleichen Resultate. Atmobiotisch und edaphisch lebende Arten der gleichen Gruppe zeigen aber diesbezüglich ein verschiedenes Verhalten. Daraus mag man ersehen, wie wenig ökologisch es ist, bloß eine Tiergruppe zur Beurteilung von Ökosystemen heranziehen zu wollen.

12. Für allgemeine biologische Rohbodencharaktere vergleiche man die 8 Punkte der Diskussion (11.).

13. Riassunto

1. L'autore tratta la fauna e la flora delle lave e delle ceneri fresche dell'Etna sotto aspetti ecologici tenendo particolarmente conto dei fattori tipicamente vulcanici.

2. Il criterio direttivo è stato lo studio della struttura dell'ecosistema. Nella fig 6 è proposto un sistema gerarchico delle parti strutturali d'un ecosistema. In questo contesto è di massimo interesse l'Astragaletum siculi il cui membro principale, lo Spinosanto (*Astragalus siculus* BIV.), costituisce un centro della colonizzazione animale e vegetale (protezione del germoglio).

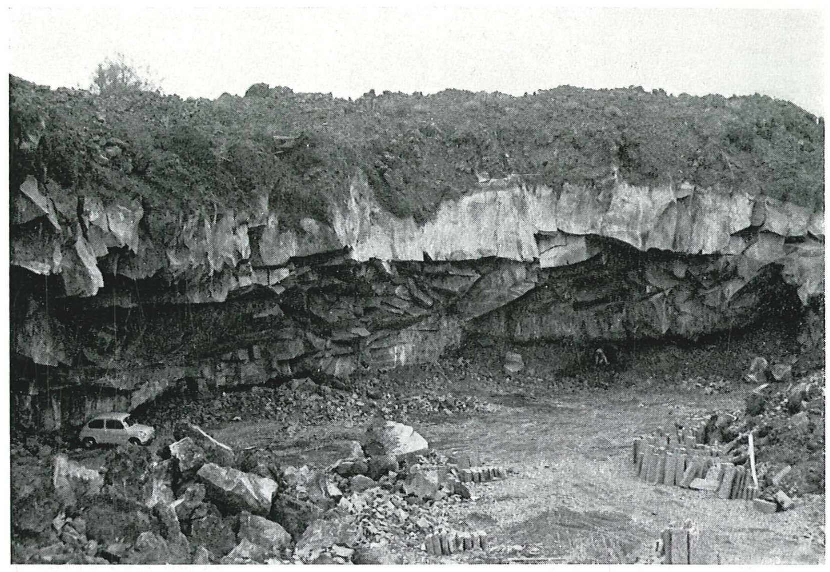


Photo 1. Aufschluß (Steinbruch) der Lava von 1886 oberhalb Nicolosi. Oberflächlich liegt die amorphe, schnell erstarrte Lava (Aa), unten die kristalline Lava.

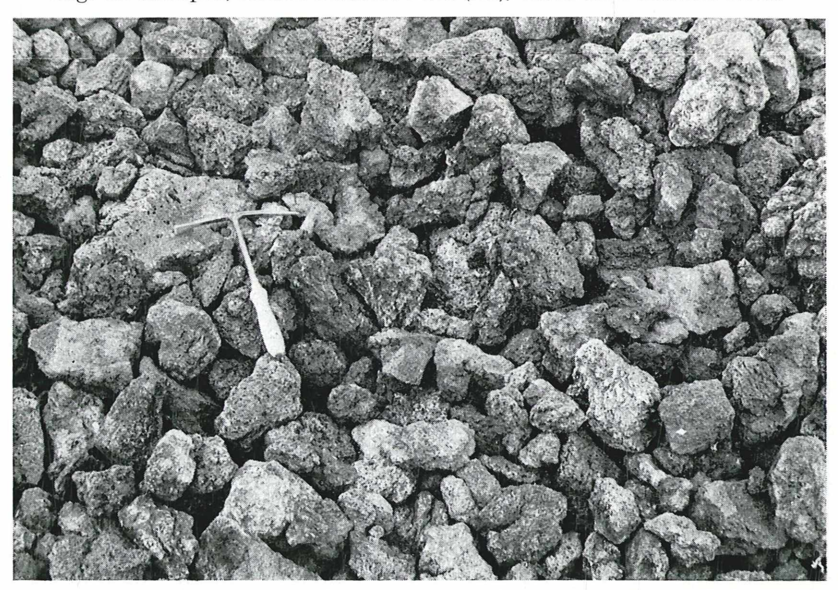


Photo 2. Grobe Aalava im Lavastrom von 1886 oberhalb Nicolosi.

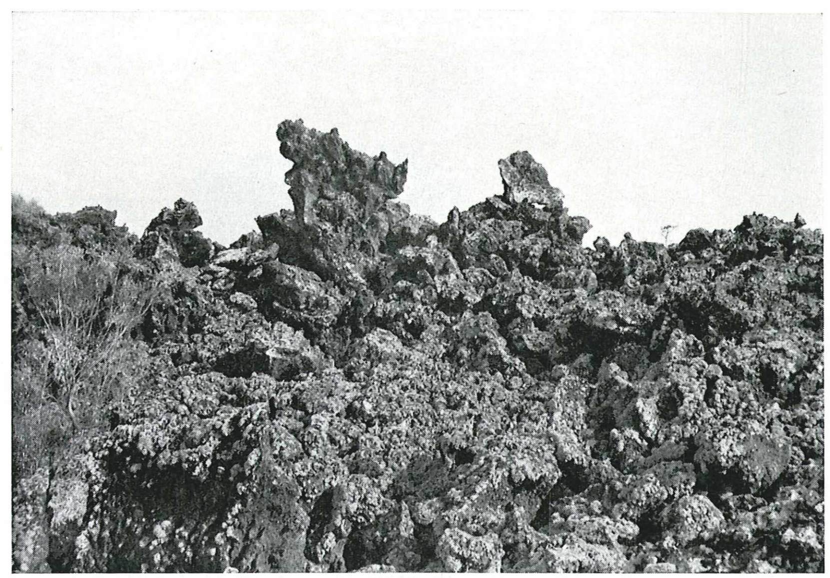


Photo 3. In bizarren Formen erstarrte Aalava (Lava von 1886), dicht bewachsen von der Flechte *Stereocaulon vesuvianum* PERS.

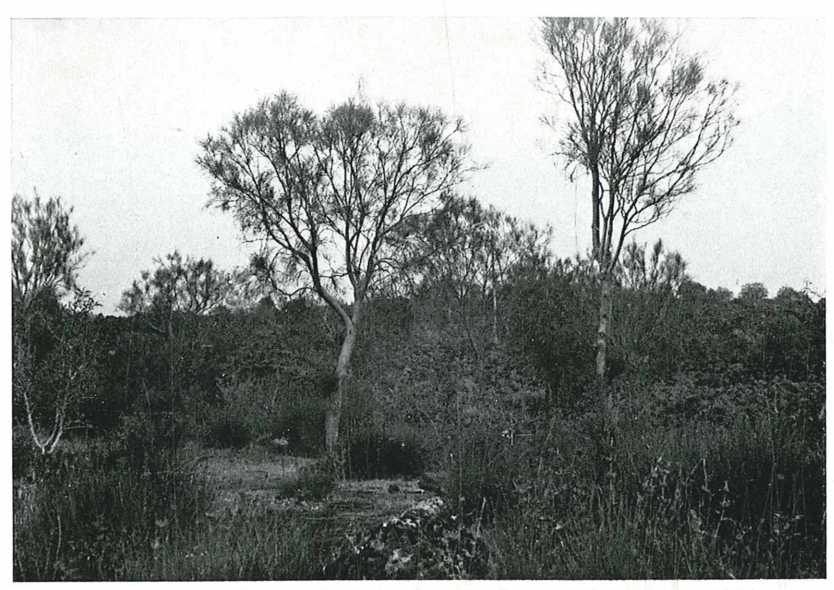


Photo 4. Baumförmige *Genista aetnensis* (RAF.) DC. Lava von 1886.

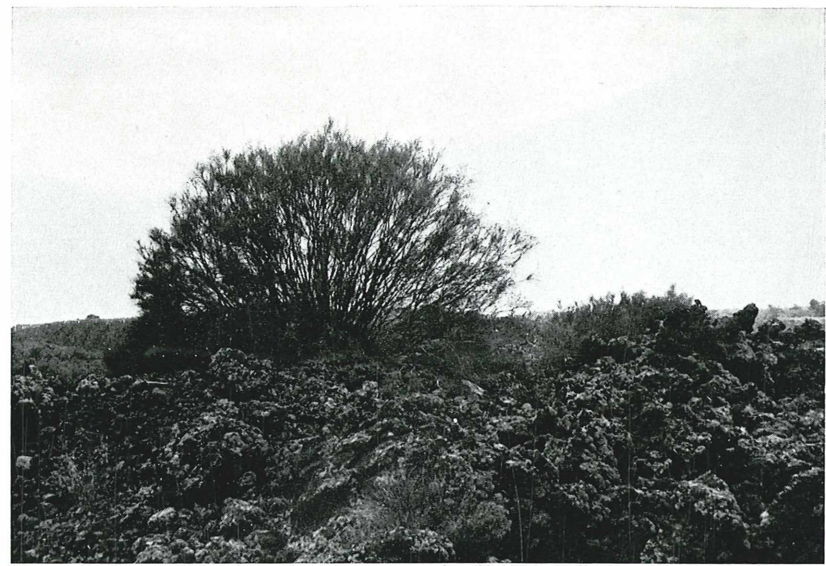


Photo 5. Strauchförmige Genista aetnensis (RAF.) DC. Im Vordergrund von *Stereocaulon vesuvianum* PERS. bewachsene Lavablockhalden.

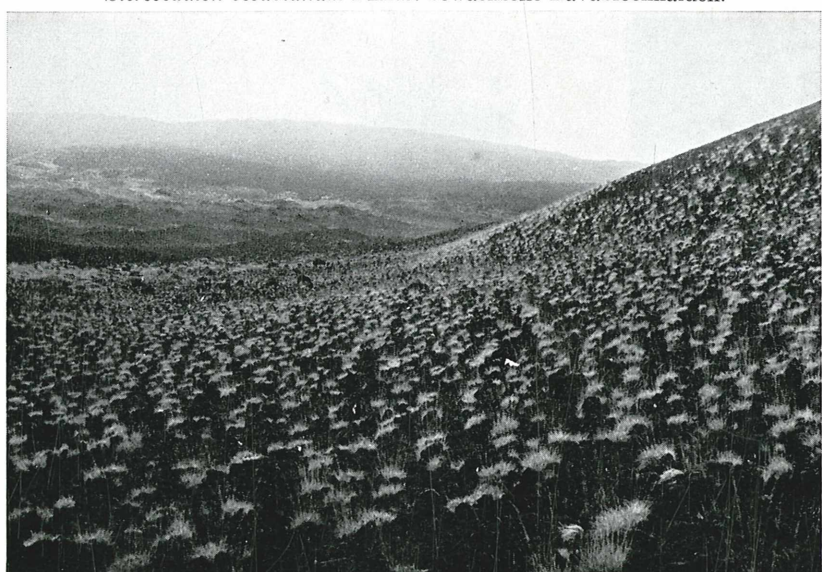


Photo 6. Pioniervegetation von *Festuca levis* (HACK.) RICHTER am Ostabhang des Mte Silvestri Inferiore, 1900 m.

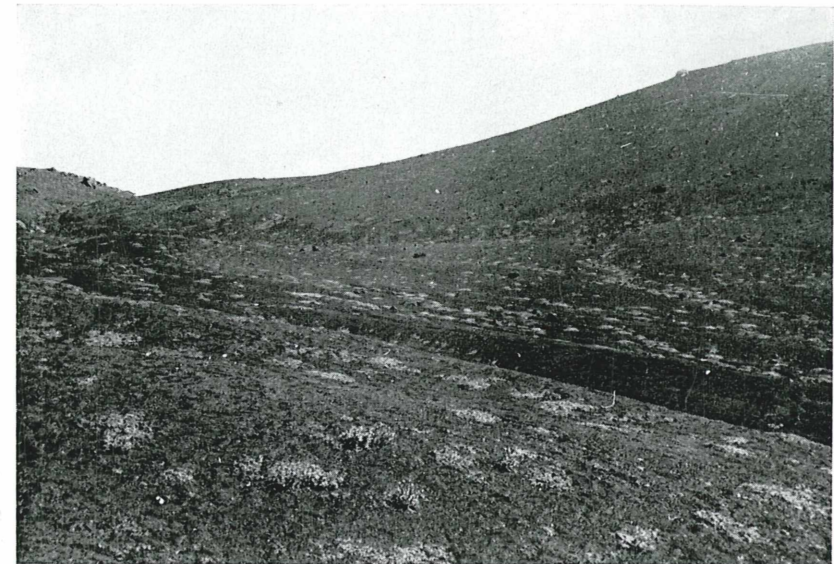


Photo 7. Das Rumici-Anthemidetum aetnensis forma stabilis (Pionier- und Klimaxvegetation zugleich) auf dem Piano del Lago, 2400 m.



Photo 8. Rumex aetnensis ssp. scutatus (J. et C. PRESL) CIF. et GIAC., die Hochgebirgsform des gewöhnlichen Schildampfers. Exemplare aus 1900 m Höhe.

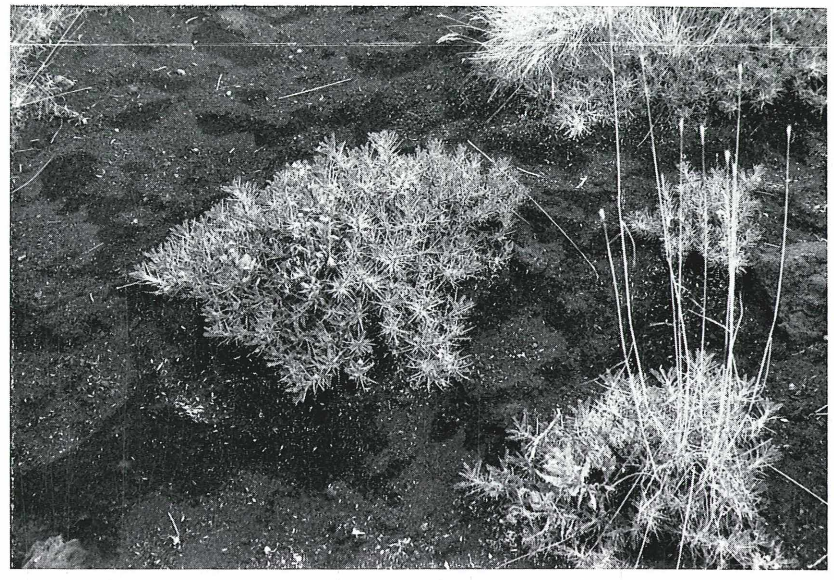


Photo 9. Ein jüngerer Busch von *Astragalus siculus* Biv., 1900 m.

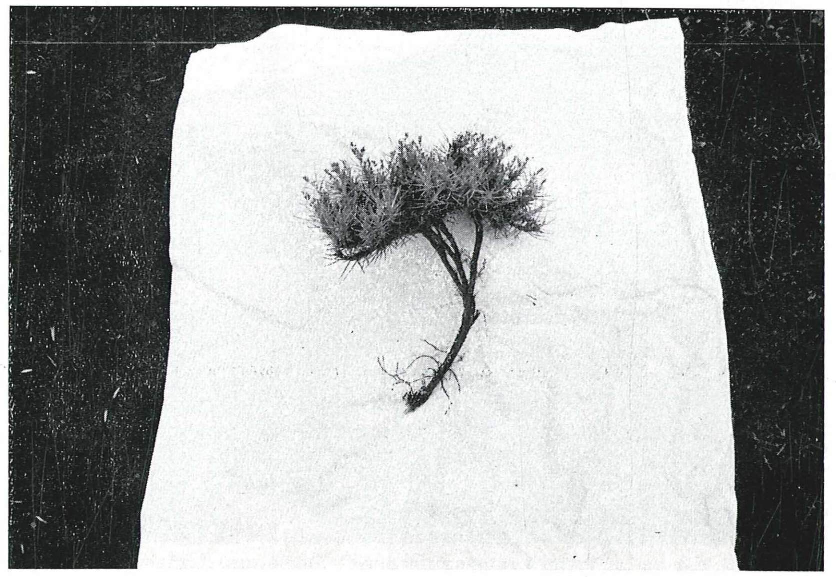


Photo 10. Sehr junges Exemplar von *Astragalus siculus* Biv.

Photo 11: Astragaletum siculi, forma altomontana inferior, Variante mit *Chrysanthemum vulgare siculum* FIORI, 1850 m.

Photo 12. Astragaletum siculi, forma altomontana superior, an der Grenze des Vorkommens, 2350 m. Im Schutze der Tragante wurzeln hier *Senecio squalidus aetnensis* (JAN.) FIORI.

3. Nelle parti inferiori (zona del Quercion pubescentis e del Qu. ilicis) si distinguono 5 tipi di ecosistema: l'ecosistema della lava a blocchi (biocenosi di *Holocnemus pluchei* e di *Luffia* sp.), quello dei grossi detriti lavici (lava a lastroni), quello della sabbia lavica, quello delle lave piu vecchie di 700 anni. L'ecosistema della ginestra (*Spartium junceum* L. e *Genista aetnensis* [RAF.] DC.) è il piu caratteristico per le falde laviche dell'Etna.

4. Nella zona altomontana (zona del Rumici-Astragalion siculi) le zoocenosi sono correlate in modo univoco con le associazioni vegetali (come il Rumici-Anthemidetum aetnensis, l'Astragaletum siculi e la lava a blocchi). Un caso speciale è rappresentato dalla fauna dei margini di nevaio i cui generi (Carabidae) sono tipici anche per nevai centroeuropei.

5. Riguardo all'equivalenza (vedasi Cap. 7) dei termini strutturali della biocenologia, fitosociologia ed ecologia del paesaggio si può dire che le zoo- e fitocenosi sono equivalenti fino al grado dell'associazione. Tuttavia le unità strutturali dell'ecologia del paesaggio (ecotopi, fisiotopi) sono in genere troppo grossolane e non corrispondono alla distribuzione mosaica della fauna e flora.

6. Nonostante la povertà della fauna etnea, circa una decina di specie è nuova per la scienza. L'Etna è molto adatto per studiare la speciazione e il neoendemismo. Il 50% di tutte le specie sono state trovate una sola volta. Questo è indice d'una forte immigrazione di propagule trasportate dal vento.

7. Tipica, in particolare per la lava, è la distribuzione estremamente mosaica della vegetazione e quindi anche delle zoocenosi.

8. Più fine è la granulometria del suolo, più ricca di specie ed individui è la fauna dell'ipolition e più povera quella del rizobios.

9. Quando il suolo contiene piu del 2% di sostanze organiche (incenerimento), il numero di specie e di individui aumenta di colpo.

10. Il fattore più importante per la colonizzazione delle lave di tutte le quote è la granulometria. Più fine è il terreno più velocemente si svolge la successione. Nella zona altomontana ove si trova quasi solo materiale piroclastico, l'età delle ceneri e l'inclinazione del terreno sono molto importanti per la velocità della successione.

11. Le indagini sulle affinità faunistiche fra i vari ecosistemi davano gli stessi risultati per i diversi gruppi di animali ma solo all'interno delle medesime stratocenosi (edafon, atmobios). All'interno dello stesso gruppo sistematico le specie appartenenti all' atmobios e all'edafon manifestano però comportamenti diversi.

Da ciò si può dedurre quanto poco corrisponda al pensiero ecologico il volere giudicare un ecosistema in base ad un solo ristretto gruppo sistematico.

12. Per i caratteri biologici generali dei suoli iniziali vedansi gli 8 punti della discussione (Capitolo 11).

14. Zitierte Literatur

ALEXANDER, M., 1961: Introduction to soil microbiology. Wiley & Sons, N. Y., London, 472 p.

ALLEE, W., EMERSON, E., PARK, O., 1949: Principles of animal ecology. London, Philad.

ALTPETER, W., 1968: Die Haldenaufforstungen der Röchlingschen Eisen- und Stahlwerke GmbH. Dokumentation: 1—23.

ARRIGONI, P. V., 1968: Fitoclimatologia della Sardegna. Webbia 23: 1—100.

ARRIGONI, P. V. & VANELLI, S., 1967: La „Genista aetnensis" (RAF.) DC. in Sardegna. Webbia 22: 1—20.

ASAI, T., 1952a: Die Vegetation auf den Kegeln des Aso-Vulkans. Kumamoto J. Sci. 1: 1—31.

— 1952 b: Zur Ökologie der Vulkanpflanzen von Asosan. Kumamoto J. Sci. 1: 33—81.

ATTERBERG, A., 1905: Die rationelle Klassifikation der Sande und Kiese. Chem.-Ztg. 29: 195—198.

BACCETTI, B., 1959: Notulae Orthopterologicae XI. Ortotteroidei della Regione Etnea. Mem. Soc. ent. Ital. 38: 5—14.

BACKER, C. A., 1929: The problem of Krakatao as seen by a botanist. Visser & Co., Java/Nijhoff, The Hague, 229 p.

BAIRD, D. E., 1965: The biological report of the Royal Society expedition to Tristan da Cunha, 1962. Part V: The effects of the eruption of 1961 on the fauna of Tristan da Cunha. Phil. Trans. R. Soc. Lond., ser. B, 249: 425—434.

BALOGH, J., 1958: Lebensgemeinschaften der Landtiere. Akad.-Verlag, Berlin, 560 p.

— 1963: Summary and conclusions on synecological aspects. In Doeksen & van der Drift: Soil Organisms, Proc. Coll. Soil Fauna, Soil Microflora and their relationship 1962: 446—453.

BARAJON, M., 1964: I Lionychus italiani e descrizione di una nuova specie del M. Etna. Boll. Soc. ent. Ital. 94: 42—47.

BARONI URBANI, C., 1968: Studi sulla mirmecofauna d'Italia. IV. La fauna mirmecologica delle Isole Maltesi ed il suo significato ecologico e biogeografico. Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova 77: 408—559.

— 1969: Trail sharing between Camponotus and Cremastogaster: Some comments and ideas. Proc. VI Congr. IUSSI, Bern: 11—17.

BEHRE, K. u. SCHWABE, G. H., 1969: Algenbefunde in den Kraterräumen auf Surtsey/Island, Sommer 1968. Vorläuf. Mitt. aus dem MPI für Limnologie, Plön: 2—6.

— 1970: Auf Surtsey, Island, im Sommer 1968 nachgewiesene nichtmarine Algen (über die natürliche Frühbesiedlung vulkanischer Substrate oberhalb des Litorals). Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holst., Sonderband, p. 31—100.

BEIER, M., 1963: Ordnung Pseudoscorpionidea. Best.-Bücher Bodenfauna Europas 1, Berlin, Akad.-Verl., 313 p.

BENFATTO, A., 1967: Flora e vegetazione della lava del 1669. Etna. Tesi laurea Univ. Catania 1966/67.

BERGOLD, G., 1934: Die Ausbildung der Stigmen bei Coleopteren verschiedener Biotope. Z. Morph. Oekol. Tiere 29: 511—526.

BIONDA, G., 1943: La Ginestra e la sua utilizzazzione. Biblioteca di cultura 205, Milano, A. Vallardi, 88 p.

BOETTGER, C. R., 1954: Studien über die Trümmerfauna Braunschweigs. Techn. Hochsch. Carolo-Wilhelmina, Braunschweig, Ber.-Bd. 1952/54: 36—42, 12 fig.

BRATTSTROM, B. H., 1963: Barcena Volcano, 1952: Its effect on the fauna and flora of San Benedicto Island, Mexico. Pap. Symp. "Pacific Basin Biogeogr.", loth Pac. Sci. Congr., Hawaii (1961): 499—524.

BRAUN-BLANQUET, J. & JENNY, H., 1926: Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen (Klimaxgebiet des Caricion curvulae). Mit besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse im Schweizerischen Nationalpark. Denkschr. Schw. Naturf. Ges. 63 (2): 181—349.

BRIGNOLI, P. M., 1971: Note sui Pholcidae d'Italia. Fragm. ent. 7: 79—101.

di, CAPORIACCO, L., 1950: Le specie e sottospecie del genere ,,Euscorpius" viventi in Italia ed in alcune zone confinanti. Mem. Accad. Lincei, Cl. Sci. fis. mat. nat. (8), 2, sez. 3 a, 4: 159—230.

CASPERS, H., 1966: Verbreitung und Farbanpassung der Strandfauna im Gebiet des schwarzen Lavasandes auf Hawaii. Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 51: 3—13.

CHAIX, E., 1892: Carta vulcanologica e topographica dell'Etna. H. Georg, Genf.

CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L., 1949: The significance of migration in Myriapods. Ann. Mag. nat. Hist. (12) 2: 947—962.

— 1954: The ecological significance of diurnal rhythms in terrestrial Arthropoda. Sei. Progr. 42: 46—52.

— 1956: Studies in diurnal rhythms VI. Bioclimatic observations in Tunisia and their significance in relation to the physiology of the fauna, especially

woodlice, centipedes, scorpions and beetles. Ann. Mag. nat. Hist. (12) 9: 305—329.

— 1964: Wild animals in arid zones. Symp. Zool. Soc. London no. 13, 29—34.

COE, M. J., 1967: The ecology of the alpine zone of Mount Kenya. Monogr. biol. 17, Junk, den Haag, 136 p.

COVARRUBIAS, R., RUBIO, J. e di CASTRI, F., 1964: Observaciones ecológico-cuantitativas sobre la fauna edáfica de zonas semiaridas del Norte de Chile (Provincias de Coquimbo y Aconcagua). Bol. prod. anim., Santiago, ser. A, nr. 2: 1—109, 1 pl.

CROVETTI, A., 1971: Segnalazione di danni causati dallo Otiorrhynchus aurifer Bohemann (Coleoptera, Curculioninae, Otiorrhynchinae) agli Agrumi in Sardegna. Quaderno nr. 5, ed. Ass. Prov. Dottori Sci. Agr. Sassari, 13 p.

CUCUZZA-SILVESTRI, S., 1949: Sulla presunta età pliocenica dell'Etna. Boll. Accad. Gioenia Sci. nat., Catania, ser. 4, 2: 140—145.

DAHL, F., 1908: Die Lycosiden oder Wolfsspinnen Deutschlands und ihre Stellung im Haushalt der Natur. Nova Acta Leopold.-Carol. 88: 174—678.

DAHL, F., 1921: Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie. Jena, Fischer, 113 p., 2 Karten.

DAMMERMAN, K., 1923: The fauna of Krakatau, Verlaten Island and Sebesy. Treubia 3: 61—112, 1 pl.

— 1948: The fauna of Krakatau 1883—1933. Verh. Kon. Ned. Akad. Wet., Afd. Natuurk., Sect. 2, 44: 1—594.

DAVIES, M. E. and EDNEY, E. B., 1952: The evaporation of water from spiders. J. Exp. Biol. 29: 571—582.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., 1950: Recherches ecologiques sur la microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. Thèse Fac. Sci. Paris, 360 p.

DÉLYE, G., 1969: Recherches sur l'écologie, la physiologie et éthologie des fourmis du Sahara. Thèse Fac. Sci. Univ. Aix-Marseille. 155 p.

DICKSON, J. H., 1965: The biological report of the Royal Society expedition to Tristan da Cunha, 1962. Part IV: The effects of the eruption of 1961 on the vegetation of Tristan da Cunha. Phil. Trans. R. Soc. London, ser. B, 249: 403—424.

DUMITRESCU, M. u. ORGHIDAN, T., 1966: Quelques observations sur l'écologie des Pseudoscorpions vivant dans les lithoclases. Senck. biol. 47: 81—83.

DUNGER, W., 1968 a: Die Entwicklung der Bodenfauna auf rekultivierten Kippen und Halden des Braunkohlentagebaues. Abh. Ber. Naturkd. Mus. Görlitz 43 (2): 1—256.

— 1968 b: Produktionsbiologische Untersuchungen an der Collembolen-fauna gestörter Böden. Pedobiol. 8: 16—22.

EDNEY, E. B., 1957: The water relations of terrestrial arthropods. Cambridge Univ. Press, 109 p.

EGGLER, W. A., 1941: Primary successions of volcanic deposits in southern Idaho. Ecol. Monogr. 3: 277—298.

— 1948: Plant communities in the vicinity of the volcano El Parícutin, Mexico, after two and half years of eruption. Ecol. 29: 415—436.

— 1959: Manner of invasion of volcanic deposits by plants with further evidence from Parícutin and Jorullo. Ecol. Monogr. 29: 267—284.

— 1963: Plant life of Paricutin volcano, Mexico, eight years after activity ceased. Amer. Midl. Nat. 69: 38—68.

— 1966: Plant succession on the recent volcano, Sunset Crater. Plateau, Q. Mus. N. Ariz. 38: 81—96.

ELLENBERG, H., 1963: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in kausaler, dynamischer und historischer Sicht. In Walter: Einführung Phytologie IV, T. 2, 943 p.

ELTON, C., 1949: Population interspersion: an essay on animal community pattern. J. Ecol. 37: 1—23.

— 1966: The pattern of animal communities. London, Methuen & Co., 432 p.

ELWAN, S. H. u. MAHMOUD, S. A. Z., 1950: Note on the bacterial flora of the Egyptian desert in summer. Arch. Mikrobiol. 36: 360—364.

ERNST, A., 1907: Die neue Flora der Vulkaninsel Krakatau. Vjschr. Naturf. Ges. Zürich 52 (3): 1—74.

FABER, F. C. von, 1927: Die Kraterpflanzen Javas in physiologisch-ökologischer Beziehung. Arb. Treub-Lab. 1, 119 p., 18 pl.

FLAHAULT, C. u. SCHRÖTER, C., 1910: Nomenclature phytogéographique. IIIe Congr. Int. Botanique, Bruxelles, Zürich 1910, I—X + 28 p.

FOSBERG, F. R., 1966: The oceanic volcanic island ecosystem. In Bowman: The Galápagos, Univ. Calif. Press, Proc. Galápagos Int. Sci. Proj.: 55—61.

— 1967: Observations on vegetation patterns and dynamics on Hawaiian and Galapageian volcanoes. Micronesica 3: 129—134.

FRIEDEL, H., 1938 a: Die Pflanzenbesiedlung im Vorfeld des Hintereisferners. Z. Gletscherk. 26: 215—239.

— 1938 b: Boden- und Vegetationsentwicklung im Vorfelde des Rhonegletschers. Ber. geobot. Forschinst. Rübel, Zürich 1937: 65—76.

FRIEDERICHS, K., 1957: Der Gegenstand der Ökologie. Stud. gen. 10: 112—144.

FÜHRER, E., 1961: Der Einfluß von Pflanzenwurzeln auf die Verteilung von Kleinarthropoden im Boden, untersucht an Oribotritia ardua (Oribatei). Pedobiol. 1: 99—112.

GAMS, H., 1918: Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vjschr. Naturf. Ges. Zürich 63: 293—493.

GIACOMINI, V., 1965: Presentazione a POLI (1965), p. 7—9.

GISIN, H., 1943: Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im Schweizerischen Exkursionsgebiet von Basel. Rev. Suisse Zool. 50: 131—224.

GMELIN, 1936: Gmelins Handbuch der anorganischen Chemie. 4: Stickstoff, 8. Aufl., Berlin, Verl. Chemie, 1038 p.

GRIGG, R. W. u. MARAGOS, J. E., 1974: Recolonization of hermatypic corals on submerged lava flows in Hawaii. Ecol. 55 (2): 387—395.

HARZ, K., 1957: Die Geradflügler Mitteleuropas. VEB Fischer, Jena, 494 p., 20 pl.

HEYDEMANN, B., 1956: Die Frage der topographischen Übereinstimmung des Lebensraumes von Pflanzen- und Tiergesellschaften. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Erlangen 1955, Zool. Anz. Suppl. 19: 444—452.

— 1957: Die Biotopstruktur als Raumwiderstand und Raumfülle für die Tierwelt. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Hamburg 1956, Zool. Anz. Suppl. 20: 332—347.

HILTNER, L., 1904: Über neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiete der Bodenbakteriologie unter besonderer Berücksichtigung von Gründüngung und Brache. Arb. Dtsch. Landw. Ges. 98: 59—78.

HOFMANN, A., 1960: Il faggio in Sicilia. Flora Vegetatio Italica 2, 235 p., Gianasso, Sondrio.

HOLDGATE, M. W., 1965: The biological report of the Royal Society expedition to Tristan da Cunha, 1962. Part III. The fauna of the Tristan da Cunha Islands. Phil. Trans. R. Soc. London, ser. B, 249: 359—402.

HOMUTH, U., 1970: Junger Wald auf jungen Böden. Hg. Braunschweig. Kohlen-Bergw. Helmstedt, 2. Aufl., 19 p.

HOWARD, P. J. A., 1969: The classification of humus types in relation to soil ecosystems. Syst. Ass. Publ. 8: The Soil Ecosystem: 41—54.

HOWARTH, F. G., 1972: Cavernicoles in lava tubes on the Island of Hawaii. Science 175, no. 4019: 325—326.

— 1973: The cavernicolous fauna of Hawaiian lava tubes, 1. Introduction. Pac. Ins. 15 (1): 139—151.

JACKS, G. V., 1964: The role of organisms in the early stages of soil formation. Exp. Pedol., Proc. 11th Easter School Agric. Sci., Nottingham: 219—226.

JANETSCHEK, H., 1949: Tierische Sukzessionen auf hochalpinem Neuland. Ber. naturw.-med. Ver. Innsbruck 48/49: 1—215.

JEANNEL, R., 1942: La génèse des faunes terrestres. Eléments de biogéographie. Presses Univ. Fr., Paris, 513 p.

JÓNSSON, S., 1970: Meeresalgen als Erstbesiedler der Vulkaninsel Surtsey. Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holst., Sonderband, p. 21—28.

KARG, W., 1968: Bodenbiologische Untersuchungen über die Eignung von Milben, insbesondere von parasitiformen Raubmilben, als Indikatoren. Pedobiol. 8: 30—39.

KAUSCH, W., 1959: Der Einfluß von edaphischen und klimatischen Faktoren auf die Ausbildung des Wurzelwerkes der Pflanzen. Habilschr. Fak. Chemie TH Darmstadt, VII + 84 p.

KLAUSING, O., 1958: Untersuchungen über Vegetation und Wasserhaushalt am Volcan de San Salvador. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 71: 439—452.

KLINK, H. J., 1964: Naturräumliche Gliederung des Ith-Hils-Berglandes. Art und Anordnung der Physiotope und Ökotope. Diss. Math. Naturw. Fak. Göttingen, 257 p. 30 pl. (= Forsch. Dtsch. Landesk. 159).

KOCH, C., 1962: Zur Ökologie der Dünentenebrioniden der Namibwüste Südwestafrikas und Angolas. Lunds Univ. Arsskr. N. F., Avd. 2, 58, nr. 5, 25 p.

KÖSTER, E., 1964: Granulometrische und morphometrische Meßmethoden. Enke, Stuttgart, 336 p.

KRISTINSSON, H., 1970: Flechtenbesiedlung auf Surtsey. Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holst., Sonderband, p. 29—30.

KROGERUS, H., 1948: Ökologische Untersuchungen an Uferinsekten. Acta Zool. Fenn. 53: 1—157.

KUBIENA, W. L., 1953: Bestimmungsbuch und Systematik der Böden Europas. Enke, Stuttgart, 392 p.

KÜHNELT, G., 1969: On the biology and temperature accomodation of Lepidochora argentogrisea Koch (Col. Tenebrionidae). Sci. Pap. Namib Desert Res. Stn., nr. 51: 121—128 (Dr. Fitzsimons Comm. Vol.).

KÜHNELT, W., 1933: Kleinklima und Landtierwelt. Zoogeographica 1: 566—572.

— 1939: Beiträge zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Insekten. Verh. 7. Int. Kongr. Ent. 1938, 2: 797—807.

— 1943 a: Die Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere. Biol. gen. 17: 106—146.

— 1943 b: Über Beziehungen zwischen Tier- und Pflanzengesellschaften. Biol. gen. 17: 566—593.

— 1943 c: Die litorale Landtierwelt ostalpiner Gewässer. Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr. 43: 430—457.

— 1950: Bodenbiologie. Wien, Herold, 368 p.

— 1951: Über die Struktur der Lebensgemeinschaften des Festlandes. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 92: 56—66.

— 1965: Nahrungsbeziehungen innerhalb der Tierwelt der Namibwüste (Südwestafrika). Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-naturw. Kl., Abt. I, 174: 185—190.

— 1967: Structural aspects of soil surface dwelling biocoenoses. Symp. Meth. Study Soil Ecol. Paris 1967, IBP, Unesco: 1—16.

— 1970: Grundriß der Ökologie. VEB Fischer, Jena, 2. Aufl., 443 p.

LAGERSPETZ, K., 1953: Biocoenological notes on the Parmelia saxatilis —

Dactylochelifer latreillei community of seashore rocks. Arch. Soc. zool. bot. fenn. "Vanamo" 7: 131—142.

LA GRECA, M. u. SACCHI, M. F., 1957: Problemi del popolamento animale nelle piccole isole mediterranee. Ann. Ist. Mus. Zool. Univ. Napoli 9: 1—189.

LEBRUN, J., 1959: Sur les processus de colonisation végétale des champs de lave de Virunga (Kivu-Congo belge). Bull. Acad. R., Classe Sci., 5e sér., 45: 759—776.

— 1961: Le concept de „synusie" en écologie végétale. Bull. Acad. R., Classe Sci., 5e sér. 47: 169—178.

LEBRUN, Ph., 1969: Quelques peuplements d'arthropodes dans une chênaie à charmes. Ann. Soc. R. Zool. Belgique 99: 77—83.

LENGYEL, E., 1928: Der Etnaausbruch im Jahre 1928 und sein Gestein. Acta Univ. Franc.-Joseph. Szegedin 1: 128—147.

LÉONARD, A., 1959: Contribution a l'étude de la colonisation des laves du volcan Nyamuragira par les végétaux. Veget. 8: 250—258.

LÉVIEUX, J., 1966: Traits généraux du peuplement en fourmis terricoles d'une savane de Côte-d'Ivoire. C. R. Acad. Sei. Paris 262: 1583—1585.

LINDROTH, C. H., 1970: Surtsey, Island-Untersuchungen über terrestrische Biota. Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holst., Sonderband, p. 11—20.

LÜDI, W., 1921: Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz 9, 364 p., 2 pl.

— 1934: Beitrag zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Vegetation und Boden im östlichen Aarmassiv. Ber. geobot. Forsch.-Inst. Rübel, Zürich 1933: 41—54.

— 1945: Besiedlung und Vegetationsentwicklung auf den jungen Seitenmoränen des großen Aletschgletschers. Ber. geobot. Forsch.-Inst. Rübel, Zürich 1944: 35—112, 2 pl.

— 1958: Beobachtungen über die Besiedlung von Gletschervorfeldern in den Schweizer Alpen. Flora 146: 386—407.

MAC ARTHUR, R. H., u. WILSON, E. O., 1967: The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, 203 p.

MAC DONALD, G. A., 1953: Pahoehoe, Aa and Block Lava. Amer. J. Sci. 251: 169—191.

MANI, M. A., 1968: Ecology and biogeography of high altitude insects. Ser. Ent. 4, Junk, Den Haag, 527 p.

MANSHARD, E., 1958: Herkunft und Vorkommen von gebundenem Stickstoff in Boden und Gewässern. In Handb. Pflanzenphys. T. III, 8: 119—149. Springer, Wien.

MARCELLINO, I., 1970: Su alcuni Opilioni (Arachnida) della Sicilia sudorientale e centrale. Boll. Accad. Gioenia Catania, ser. 4, 10: 238—308.

MARCHAND, H., 1953: Die Bedeutung der Heuschrecken und Schnabelkerfe als Indikatoren verschiedener Graslandtypen. Beitr. Ent. 3: 116—162.

MEDWENITSCH, W., 1966: Zur Geologie der süditalienischen Vulkane. Exkursionsführer. Mitt. Geol. Ges. Wien 51: 1—120.

MEYL, A. H., 1953 a: Beiträge zur Kenntnis der Nematodenfauna vulkanisch erhitzter Biotope. I. Mitteilung: Die terrikolen Nematoden im Bereich von Fumarolen auf der Insel Ischia. Z. Morph. Ökol. Tiere 42: 67—116.

— 1953 b: id. II. Mitteilung: Die in Thermalgewässern der Insel Ischia vorkommenden Nematoden. Ibidem, 42: 159—208.

— 1953 c: id. III. Mitteilung: Nematoden aus der Mischungszone strandnaher, heißer Süßwasserquellen mit dem Meerwasser auf der Insel Ischia. Ibidem 42: 421—448.

MICHOUSTINE, E. N. u. CHILNIKOVA, V. R., 1969: L'assimilation biologique de l'azote atmosphérique. Biol. Sols, Rech. ress. nat. IX, Unesco: 65—124.

MÖBIUS, K., 1877: Die Auster und die Austernwirtschaft. Berlin, Parey, 126 p.

MÖLLER, J., 1949: Die Entwicklung der Pflanzengesellschaften auf den Trümmern und Auffüllplätzen. Diss. Univ. Kiel, 167 p., 13 pl.

MONTEROSSO, B., 1959: Note Araneologiche XXXI. Il nido-ricovero di Menemerus semilimbatus (Hahn). Atti. Accad. Gioenia Catania, ser. 6, 12: 43—93.

MOOR, M., 1936: Zur Soziologie der Isoetetalia. Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz 20, 148 p.

MORAVEC, J., 1969: Succession of plant communities and soil development. Folia geobot. phytotax. 4: 133—164.

MULDER, E. G., LIE, T. A. u. WOLDENDORP, J. W., 1969: Biologie et fertilité du sol. Biol. sols, Rech. ress. nat. IX, Unesco: 165—214.

NEMENZ, H., 1954: Über den Wasserhaushalt einiger Spinnen, mit besonderer Berücksichtigung der Transpiration.Öst. Zool. Z. 5: 123—158.

— 1955: Über den Bau der Kutikula und dessen Einfluß auf die Wasserabgabe bei Spinnen. Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-naturw. Kl., Abt. I, 164: 65—76.

OCHSNER, F., 1927: Studien über die Epiphytenvegetation der Schweiz. Jb. St. Gall. naturw. Ges. 63: 1—108.

ORGHIDAN, T. u. DUMITRESCU, M., 1964: Das lithoklasische Lebensreich. Zool. Anz. 137: 325—332.

PANTASTICO, E. B. u. ASHAYE, T. I., 1964: Demonstration of the effect of stone layer on soil transport and decretion. Exp. Pedol.: Proc. 11th Easter School. Agric. Sci., Nottingham: 384—390.

PFEIFFER, H., 1957: Pflanzliche Gesellschaftsbildung auf dem Trümmerschutt ausgebombter Städte. Veget. 7: 301—320.

PERRET, F. A., 1950: Vulcanological observations. Carn. Inst. Wash. Publ. 549, XI + 162 p., Wash. D. C.

POELT, J., 1969: Bestimmungsschlüssel europäischer Flechten, Lehre, Cramer, 757 p.

Poli, E., 1964: L'Etna e il Fujiyama. Cenni geobotanici comparativi. Ann. Bot. 28: 125—148.

— 1965: La vegetazione altomontana dell'Etna. Flora Vegetatio Italica 5, 253 p., Sondrio, Gianasso.

— 1967: Aspetti della vita vegetale in ambienti vulcanici. Ann. Bot. 28: 1—33, 4 pl.

— 1970: Vegetationsgrenzen in Vulkangebieten. Arch. Bot. Biogeogr. Ital. 46— ser. 4, 14: 1—24.

Remus, A., 1969: Wirkungen der Lößumlagerung im Nassverfahren auf die Bodenfauna und die Entwicklung der Bodentiergemeinschaften im aufgelandeten Löß(roh)boden. Z. Acker- u. Pflanzenbau 129: 206—224.

Rittmann, A., 1963: I progressi recenti della Vulcanologia e le ricerche sull'Etna. Boll. Accad. Gioenia Sci. nat. Catania ser. 4, 7: 227—239.

Robyns, W., 1932: La colonisation végétale des laves récentes du volcan Rumoka. Mém. Inst. R. Colon. Belge, Sect. Sci. nat. Méd. 1: 1—32, 1 pl.

Robyns, W. u. Lamb, S. H., 1939: Preliminary ecological survey of the island of Hawaii. Bull. Jard. Bot. Etat, Bruxelles: 241—344.

Roller, H., 1936: Faunistisch-ökologische Studien an den Lößwänden der Südosthänge des Bisamberges. Z. Morph-Ökol. Tiere 31: 294—327.

Ruinen, J., 1956: Occurrence of Beijerinckia species in the "phyllosphere". Nature, London 177: 220—221.

— 1961: The phyllosphere. I. An ecologically neglected milieu. Plant Soil 15: 81—109.

— 1965: The phyllosphere. III. Nitrogen fixation in the phyllosphere. Plant Soil 22: 375—394.

Sahama, Th. G., 1953: Mineralogy and petrology of a lava flow from the Mt. Nyiragongo, Belgian Congo. Ann. Acad. Sci. Fenn., ser. A, III Geol.-geogr., 35: 1—25.

Sahli, F., 1968: Existence de mâles intercalaires chez le Diplopode Schizophyllum rutilans (C. L. Koch, 1847). C. R. Acad. Sci. Paris, 267, sér. D: 1170—1172.

Sartorius von Waltershausen, W., 1848—1859: Atlas des Aetna. 1.—3. Lfg., Göttingen, Vandenhoek & Ruprecht, 1848/4.—7. Lfg., Weimar, Geogr. Inst., 1853—1859.

Sasson, A. u. Daste, P., 1961: Observations concernant l'écologie de l'Azotobacter dans les sols arides du Maroc. C. R. Soc. Biol. Paris 155: 1997—2002.

— 1963: Observations nouvelles concernant l'ecologie de l'Azotobacter dans certains sols arides du Maroc. C. R. Acad. Sci. Paris 257: 3516—3518.

Schäfer, M., 1970: Einfluß der Raumstruktur in Landschaften der Meeresküste auf das Verteilungsmuster der Tierwelt. Zool. Jb. Syst. 97: 55—124.

Schaller, F., 1948: Biologische Beobachtungen an humusbildenden Bodentieren, insbesondere an Collembolen. Zool. Jb. Syst. 78: 506—525.

Schatz, A., 1962: Pedogenic activity of lichen acids. Naturwiss. 49: 513—519.

— 1963: Soil microorganisms and soil chelation. The pedogenetic activity of lichens and lichen acids. J. agric. Food Chem. 11: 112—118.

SCHATZ, V., SCHATZ, A., TRELAWNY, G. S. et al., 1956: Significance of lichens as pedogenic (soil forming) agents. Proc. Pennsylv. Acad. Sci. 30: 62—69.

SCHEFFER, F. u. SCHACHTSCHABEL, P., 1960: Lehrbuch der Agrikulturchemie und Bodenkunde. I. Bodenkunde. Enke, Stuttgart, 5. Aufl., 332 p.

SCHMIDT, G., 1954: Physiologische Untersuchungen zur Transpiration und zum Wasserhaushalt der Gattung Carabus (Ins. Coleoptera). Zool. Jb. Allg. Zool. 65: 460—495.

SCHMIDT-NIELSEN, K., 1964: Desert animals. Physiological problems of heat and water. Oxford Univ. Press, 277 p.

SCHMÖLZER, K., 1953: Die Kartierung von Tiergemeinschaften in der Biozönotik. Öst. Zool. Z. 4: 356—362.

— 1962: Die Kleintierwelt der Nunatakker als Zeugen einer Eiszeitüberdauerung. Mitt. Zool. Mus. Berlin 38: 171—400.

SCHÖNBORN, W., 1961 a: Untersuchungen über die Schichtung im Hypolithion. Biol. Zbl. 80: 179—197.

— 1961 b: Zoozönotische Struktur- und Konnexitätsanalyse in Kiefernstümpfen. Biol. Zbl. 80: 645—663.

SCHULZE, E. u. ENGELS, H., 1962: Rekultivierung von Lößböden im Rheinischen Braunkohlengebiet. 1. Mitteilung. Zusammenfassende Darstellung der bisherigen Untersuchungsergebnisse und der Erfahrungen bei der Umlagerung und Bewirtschaftung von Lößrohböden. Z. Acker- u. Pflanzenbau 115: 115—143.

SCHULZE, E., ENGELS, H. u. REMUS, A., 1963: Rekultivierung von Lößrohböden im Rheinischen Braunkohlengebiet. 2. Mitteilung. Untersuchungen zur Auflandung von Lößrohböden. Z. Acker- u. Pflanzenbau 117: 247—272.

SCHWABE, G. H., 1960: Zur autotrophen Vegetation in ariden Böden. Blaualgen und Lebensraum IV. Öst. bot. Z. 107: 281—309.

— 1969: Pioniere der Besiedlung auf Surtsey. Umschau 2: 51—52.

— 1970 a: Blaualgen und Vorstufen der Bodenbildung in vulkanischem Substrat. Mitt. Dtsch. Bodenk. Ges. 10: 198—199.

— 1970 b: On the algal settlement in craters on Surtsey during summer 1968. Surtsey Res. Progr. Rep. V: 1—2 (Paginierung des Separatums).

SCHWENKE, W., 1953: Biozönotik und angewandte Entomologie. Beitr. Ent. Sonderh. 3: 86—162.

— 1955: Ergebnisse und Aufgaben der ökologischen und biozönologischen Entomologie. Ber. 7. Wandervers. Dtsch. Ent. 1954: 62—80.

SCHWERDTFEGER, F., 1963: Autökologie. Parey, Hamburg, Berlin, 461 p.

SHIELDS, L. M., 1957: Algal and lichen floras in relation to nitrogen content of certain volcanic and arid range soils. Ecol. 38: 661—663.

SHIELDS, L. M., u. DURRELL, L. W., 1964: Algae in relation to soil fertility. Botan. rev. 30: 92—128.

SHIELDS, L. M., MITCHELL, C. u. DROUET, F., 1957: Alga- and lichen-stabilized surface as a nitrogen source. Amer. J. Bot. 44: 489—498.

SHINOHARA, S., 1973: The Fauna of the Lava Caves around Mt. Fuji-San. XIII. Diplopoda and Chilopoda. Bull. Natn. Sci. Mus., Japan 16 (2): 217—251.

SICHEL, G., 1956: Primo contributo alla conoscenza dei Ropaloceri della zona montana etnea. Atti Accad. Gioenia Sci. Nat. Catania, ser. 6, 10: 121—139.

SIMBERLOFF, D. S. u. WILSON, E. O., 1969: Experimental zoogeography of islands: The colonization of empty islands. Ecol. 50: 278—296.

SKOTTSBERG, C., 1930: Remarks on the flora of high Hawaiian volcanoes. Medd. Göteb. Bot. Trädg. 6: 47—65.

— 1941: Plant succession on recent lava flows in the island of Hawaii. Göteb. Kungl. Vet. och. Vitterh.-Sämh. Handl., 6. Fjöl., Ser. B ,1, nr. 8: 1—32, 1 pl.

SPENCER, J. O. u. EDNEY, E. B., 1954: The absorption of water by woodlice. J. exp. Biol. 31: 491—496.

STÄGER, R., o. J., 1942: Beziehungen unserer Ameisenarten zur Pflanzenwelt beim Nestbau. Bargezzi & Lüthy, Bern, 90 p.

STEINER, W., 1955: Die Fauna des Entwässerungsgebietes Straß-Schlitters, Zillertal, Tirol. Mitt. Bundesvers. inst. Kulturtechnik Techn. Bodenk., Petzenkirchen nr. 13: 1—272 p., Nachtrag p. 1—8, 8 pl.

STEWART, W. D. P., 1966: Nitrogen fixation in plants. Univ. London, Athlone Press, 168 p.

STRASSER, C., 1965: I Diplopodi della fauna siciliana. Atti Accad. Gienia Sci. Nat. Catania ser. 6, 17: 1—36.

— 1959: Diplopodi della Sicilia. Atti Mus. civ. Stor. nat. Trieste 21: 169—185.

STRENZKE, K., 1952: Untersuchungen über die Tiergemeinschaften des Bodens: Die Oribatiden und ihre Synusien in den Böden Norddeutschlands. Zoologica 37: 1—172.

— 1962: Experimentell-biozönotische Untersuchungen über die Arthropodensukzession des marinen Anwurfs. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Saarbrücken 1961, Zool. Anz. Suppl. 25: 446—455.

— 1963: Die Arthropodensukzession im Strandanwurf mariner Algen unter experimentell kontrollierten Bedingungen. Pedobiol. 3: 95—141.

SUKACHEV, V. u. DYLIS, N., 1964: Fundamentals of forest biogeocoenology. Oliver & Boyd, Edinburg, London, 672 p.

TANSLEY, A., 1935: The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecol. 16: 284—307.

Tischler, W., 1949: Grundzüge der terrestrischen Tierökologie. Vieweg & Sohn, Braunschweig, 219 p.

— 1951 a: Zur Synthese biozönotischer Forschung. Acta Biotheor. 9: 135—162.

— 1951 b: Ein biozönotischer Beitrag zur Besiedlung von Steilwänden. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Marburg 1950, Zool. Anz. Suppl. 15: 214—229.

— 1951 c: Biozönotische Untersuchungen an Ruderalstellen. Zool. Jb. Syst. 81: 122—174.

— 1955: Synökologie der Landtiere. Fischer, Stuttgart, 414 p.

Townsley, S. J., Trott, L. u. Trott, E., 1962: A preliminary report on the rehabilitation of the littoral marine community on a new lava flow at Kapoho, Hawaii. Ecol. 43: 728—730.

Treub, M., 1888: Notice sur la nouvelle flore de Krakatau. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 7: 213—223.

Trevisan, L., 1955: Les mouvements tectoniques récents en Sicile. Hypothèses et problèmes. Geol. Rdsch. 43: 207—221.

Troll, C., 1968: Landschaftsökologie. In Pflanzensoziologie und Landschaftsökologie, Ber. 7. Int. Symp. Int. Ver. Veget.kde, Stolzenau/Weser 1963: 1—21.

Trowbridge, A. C. u. Mortimer, E., 1925: Correlation of oil sands by sedimentary analysis. Econ. Geol. 20: 409—423.

Tüxen, R., 1968: Diskussionsbeitrag zu: Kohler, A.: Zum ökol. und soziol. Verhalten der Robinie in Deutschland. Pflanzensoziologie und Landschaftsökologie, 7. Int. Symp. Int. Ver. Veget.kde, Stolzenau/Weser 1963: 402—408.

Ueno, S.-I., 1971: The fauna of the lava caves around Mt. Fuji-San. I. Introductory and historical notes. Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo 14: 201—218, pls 1—4.

Vargues, H., 1953: Etude microbiologique de quelques sols sahariens en relation avec la présence de Anabasis aretioides Coss. et Moq. In: Desert Research, Proc. Int. Symp. Jerusalem 1952, Res. Counc. Israel, Spec. Publ. 2: 318—324.

Verhoeff, K. W., 1910: Über Diplopoden. 11.—15. (31.—35.) Aufsatz: Beiträge zur Kenntnis der Glomeriden, Juliden, Ascospermophora(!) und Lysiopetaliden sowie zur Fauna Siziliens, Untersuchungen über die Art- und Gruppensystematik, Morphologie, nachembryonale Entwicklung, Biologie und Geographie. Nova Acta Leopoldina 92: 139—448.

— 1936: Kritische Untersuchung asiatischer Scutigeriden. Zool. Anz. 115: 1—18.

— 1937: Phänologische Beobachtungen an Diplopoden, besonders Italiens. Z. wiss. Zool. 150: 283—304.

Wace, N. M. u. Dickson, J. H., 1965: The report of the Royal Society expedition to Tristan da Cunha, 1962. Part II. The terrestrial botany of

the Tristan da Cunha Islands. Phil. Trans. R. Soc. London, ser. B, 249: 273—360.

WALTER, H. u. LIETH, H., 1967: Klimadiagrammweltatlas. VEB Fischer, Jena.

WERNER, D., 1968: Naturräumliche Gliederung des Ätna. Göttinger Bodenkdl. Ber. 3, 197 p.

WILLIAMS, C. B., 1964: Patterns in the balance of nature. Theor. exp. Biol. V. 3, Academic Press, N. Y., 324 p.

WOLF, B., 1934—38: Animalium Cavernarum Catalogus. Vol. 3. Junk, 's-Gravenhage, 918 p.

WÜRMLI, M., 1971 a: Zur pflanzlichen und tierischen Besiedlung der rezenten Laven und Tephrata des Ätna, unter besonderer Berücksichtigung der Makrofauna und struktureller Aspekte. Phil. Diss. Univ. Wien 1971. 255 p., 96 figs., 44 tab.

— 1971 b: Die strukturelle Betrachtungsweise in der Synökologie der Landtiere, ein Weg zur Erfassung der Ökosysteme. Mitt. Schw. Ent. Ges., im Druck.

— 1972: Zur vergleichenden Synökologie und Faunistik der kryptozoischen Makroarthropoden Mitteleuropas und Süditaliens. Mitt. Schw. Ent. Ges. 45: 157—216.

— 1974 a: Lebensgemeinschaften und ihre Sukzessionen auf den Laven und Aschen des Ätna. Image Roche 59: 32—40; 60: 2—7.

— 1974 b: Über Alopecosa fabrilis trinacriae Luggetti & Tongiorgi, 1969. Boll. Sed. Accad. Gioenia Sci. Nat. Catania (4) 11 (1972): 73—76.

— 1975: Zur Synökologie der Arthropodenmakrofauna mittelitalienischer Stoppelfelder. Animalia, Catania, 2: 161—184, I Abb.

YOSHII, Y., 1939: Untersuchungen über vulkanische Pflanzengesellschaften. Ecol. Study nr. 67: 203—290.

— 1940: Untersuchungen über vulkanische Pflanzengesellschaften. Ecol. Study nr. 74—76: 59—160.